



UNIVERSIDAD
NACIONAL
DE LA PLATA

REVISIÓN TAXONÓMICA y
análisis CLADÍSTICO y BIOGEOGRÁFICO
del género sudamericano de plantas parásitas
Arjona Cav. (Schoepfiaceae, Santalales)



Mg. Carlos A. Zavaro Pérez

Directora

Dra. Liliana Katinas

No fue magia...

Indice

Resumen	6
Abstract	8
Introducción	9
Antecedentes históricos	13
Aspectos nomenclaturales	22
Morfología y Anatomía	29
Materiales y Métodos	29
Morfología del cormo	31
Raíces	31
Rizoma	33
Tubérculos	35
Vástagos	37
Hojas	40
Inflorescencias	45
Flores	47
Polen	52
Fruto	54
Número cromosómico	57
Marco teórico	58
El arquetipo como referencia	59
La argumentación como fundamento y método	63
Taxonomía	69
Materiales y Métodos	69
Tratamiento taxonómico	72

Clave dicotómica	74
<i>Arjona tuberosa</i>	75
<i>Arjona criptica</i>	85
<i>Arjona tandilensis</i>	91
<i>A. tandilensis</i> var. <i>tandilensis</i>	93
<i>A. tandilensis</i> var. <i>recurvata</i>	99
<i>Arjona patagonica</i>	103
<i>Arjona ruscifolia</i>	111
<i>A. ruscifolia</i> var. <i>ruscifolia</i>	114
<i>A. ruscifolia</i> var. <i>crassifolia</i>	124
<i>Arjona chubutensis</i>	129
<i>Arjona pusilla</i>	135
<i>Arjona longifolia</i>	143
Análisis multivariado	154
Materiales y Métodos	154
Resultados y Discusión	159
Fenograma	159
Análisis de Coordenadas Principales	166
Análisis de Componentes Principales	169
Análisis filogenético	174
Monofilia del género <i>Arjona</i>	174
Materiales y Métodos	175
Resultados y Discusión	177
Filogenia del género <i>Arjona</i>	177
Análisis de los caracteres	181
Evolución de los caracteres	183

Algunas consideraciones	196
Biogeografía	200
Materiales y Métodos	201
Resultados y Discusión	207
Análisis de los patrones ecológicos de distribución	207
Panbiogeografía	215
Análisis de Dispersión - Vicarianza	219
Áreas ancestrales	227
Otras consideraciones sobre la distribución actual	229
Parasitismo	231
Algunos tipos de parasitismo	232
Conexiones hospedador - parásito	234
Hospedadores	237
Etnobotánica	239
Conclusiones	243
Recomendaciones	246
Bibliografía	248
Anexos	270
Agradecimientos	278

Resumen

El género *Arjona* fue descrito y válidamente publicado en 1797 por Antonio José de Cavanilles en *Icones et Descriptiones Plantarum*. Con posterioridad a esa fecha se han descrito 21 taxa agrupados en tres secciones (*Psilarjona*, *Euarjona* y *Xylarjona*). Algunos de estos taxa han sido sinonimizados aunque sin que exista acuerdo entre los diferentes autores. Una de las revisiones más completas sobre el género fue realizada por Genoveva Dawson en 1944 bajo la familia Santalaceae, y aunque es poco lo que se ha trabajado desde la fecha, existen estudios recientes basados en evidencia molecular sobre el género, y en relación a la filogenia de la familia Schoepfiaceae donde éste ha sido recientemente incluido conjuntamente con *Quinchamalium*, en los que se concluye que *Misodendrum* constituye el grupo hermano de la familia. Teniendo en cuenta la relevancia del género *Arjona* por ser un grupo de plantas parásitas restringidas al sur de América del Sur, en esta tesis se delimitan a las especies, proponiendo un nuevo tratamiento taxonómico que comprende un total de ocho especies de las cuales una, *A. criptica*, es nueva para la ciencia. También se describen por primera vez dos variedades (*A. tandilensis* var. *recurvata* y *A. ruscifolia* var. *crassifolia*). El tratamiento taxonómico se basa en el estudio comparativo de la morfología y la anatomía de las especies, estableciéndose patrones morfo-anatómicos. La descripción de la anatomía de los haustorios, rizomas, tubérculos, vástagos, hojas y frutos se realiza por primera vez en el género. La información es utilizada para establecer los límites morfológicos que permiten considerar a determinados individuos en una especie en particular. El valor de algunos de esos caracteres en el establecimiento de los grupos se corrobora a través de un fenograma, de un análisis de coordenadas principales y de un análisis de componentes principales. Las relaciones existentes entre las especies y su historia filogenética son estudiadas sobre la base de caracteres morfológicos homólogos, obteniéndose un total de tres árboles con una longitud de 107 pasos y un índice de consistencia de 0,69 que confirma la monofilia del género, no así de las secciones descritas. Se describe una de las topologías obtenidas, y en base a ésta, se reconstruye el modo en que se han ido segregando los caracteres y el valor de algunos de ellos como sinapomorfías en la conformación de los clados. A partir de este árbol se realizó un análisis biogeográfico de dispersión - vicarianza con el propósito de conocer aquellos eventos que pudieron haber influido en la historia de las

especies en relación a las áreas en que distribuyen, encontrando que la Subregión Subantártica posiblemente constituya el área ancestral del género. Estos resultados se confirman mediante el método de áreas ancestrales. También se obtuvo un trazo generalizado (panbiogeografía) para el género a partir de los trazos individuales que fueron realizados en base a los puntos de distribución de los individuos de cada una de las especies en las localidades en que ocurren. La información fue tomada, fundamentalmente, de las etiquetas de los materiales de herbario y de los viajes de campo. Se analizaron también algunos aspectos relacionados con el parasitismo en el grupo respecto de la historia del orden Santalales, al que pertenece, y se mencionan algunas de las especies de hospedadores a las que parasitan, así como los nombres vulgares que se le conocen, tanto por parasitar cultivos de importancia económica como por el valor alimenticio de sus tubérculos que ha sido reconocido por algunos pueblos originarios y sus descendientes.

Abstract

The genus *Arjona* was described and published in 1797 by Antonio José de Cavanilles in “Icones et Descriptiones Plantarum”. Twenty one taxa have been described and grouped into three sections: *Psilarjona*, *Euarjona* and *Xylarjona*. Some taxa have been synonymized, although there is no agreement among different authors. One of the most important reviews, related to Santalaceae, was carried out by Genoveva Dawson in 1944. Recent studies, based on molecular evidence, have included *Arjona*, with the genus *Quinchamalium*, belonging to Schoepfiaceae. On the other hand, *Misodendrum* constitutes the sister group of this family. *Arjona* is a group of parasitic plants restricted to southern South America. In this tesis the species are delimited, proposing a new taxonomic treatment consisting on eight species, being *A. cryptica* a new finding of the present work. Also, we have described two new varieties (*A. tandilensis* var. *recurvata* and *A. ruscifolia* var. *crassifolia*). The taxonomic treatment was based on the comparative study of the morphology and anatomy of the species, establishing morpho-anatomical patterns. This constitutes the first anatomical description of haustoria, rhizomes, tubers, shoots, leaves and fruits in this genus. This information was used to establish the morphological limits of the species. The taxonomic value of some of these characters is corroborated through a phenogram, main coordinate analysis, and main component analysis. The relationships between the species and their phylogenetic history were studied on the basis of homologous morphological characters. Three trees with a length of 107 steps and a consistency index of 0.69 were obtained. The monophyly of the genus is confirmed, but not so that of the sections described. One of the topologies obtained was described herein and the evolution of the characters and the value of some of them as synapomorphies in the conformation of the clades was reconstructed. From this tree, a biogeographic analysis of dispersion - vicariance was carried out. The objective of this study was to know the events that could have influenced the history of the species in the areas in which they are distributed. The Subantarctic subregion possibly constitutes the ancestral area of the genus, as confirmed by the ancestral area method. A generalized trace (panbiogeography) for the genus was also obtained from the individual traces that were made based on the distribution points of the individuals of each of the species in the localities wherein they occur. Vernacular names of crop parasitic plants and those recognized by the native peoples and their descendants were also mentioned.

Introducción

El parasitismo en plantas ha sido poco estudiado en el cono sur de América del Sur (Amuchástegui *et al.*, 2003), especialmente teniendo en cuenta las múltiples dimensiones en que éste puede abordarse. La mayoría de los trabajos publicados incluyen, de manera disociada, descripciones morfológicas, listados de distribución de especies o menciones aisladas a sus posibles hospedadores, resaltando su importancia económica, biológica o florística, pero son pocos los estudios o revisiones botánicas que enfoquen el tema desde la filogenia, la evolución y la biogeografía histórica.

En Argentina se han reportado veinticuatro especies de plantas parásitas, que comprenden holoparásitas y hemiparásitas, de las cuales siete constituyen endemismos (Zuloaga y Morrone, 1999), siendo algunas de las mejor representadas en la región, las familias Misodendraceae, Schoepfiaceae y Santalaceae pertenecientes al orden Santalales.

Si bien existen estudios recientes sobre el orden Santalales, fundamentalmente en floras y catálogos (Zuloaga *et al.*, 2008), su tratamiento taxonómico ha variado a lo largo del tiempo de tal manera que algunas familias como Santalaceae *s.l.*, han sido redefinidas y muchos de los géneros que históricamente la han integrado hoy son asignados a familias diferentes. Estas decisiones taxonómicas han estado basadas en consideraciones morfológicas, aunque en uno de los trabajos más recientes (Der y Nickrent, 2008) se establece una hipótesis filogenética para el grupo que está sostenida por evidencia molecular, según la cual los géneros *Arjona* y *Quinchamalium* conjuntamente con *Schoepfia* son incluidos en la familia Schoepfiaceae, de la cual Misodendraceae constituye su grupo hermano.

Autores de la talla de Georg Hieronymus, Joseph Hooker *f.*, Alphonse De Candolle, Rudolf Philippi, Carlos Spegazzini y Genoveva Dawson, estos dos últimos investigadores de esta Casa de Estudios, han trabajado en el grupo, siendo la tesis doctoral de la Dra. Dawson, que

fue posteriormente publicada en el Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica (Dawson, 1944), la monografía más actualizada existente sobre el género y una de las más completas recopilaciones sobre el estado de su conocimiento. No obstante, a la fecha no existen revisiones taxonómicas que incluyan una perspectiva filogenética y biogeográfica. En consecuencia, el propósito de este trabajo de tesis es contribuir al estudio del género *Arjona*, tanto porque las especies que lo conforman son endémicas de América del Sur, como por el escaso conocimiento que se tiene del mismo y por la complejidad que, en términos taxonómicos, éste representa.

A modo introductorio el género *Arjona* se caracteriza por reunir plantas herbáceas, rizomatosas que son parásitas de las raíces de angiospermas fundamentalmente, aunque también hay registros en gimnospermas y monilofitas. Presentan un perianto monoclamídeo hipocrateriforme, pentámero que es circundado por una bráctea y dos bracteolas en su base, un androceo formado por cinco estambres epipétalos y un gineceo formado por carpelos soldados en un ovario ínfero que se prolonga en un estilo que remata, en su ápice, en tres ramas estigmáticas. Algunos de estos caracteres morfológicos son compartidos con el género *Quinchamalium*, considerado como el grupo hermano, y del que es posible diferenciarlo porque en este último las brácteas conforman una estructura soldada y urceolada en la base de la flor, cuando en *Arjona* tanto las brácteas como las bracteolas son libres.

Más allá de que las especies del género *Arjona* son claramente diferenciables de aquellas que integran los géneros *Quinchamalium* y *Schoepfia*, la distinción entre las especies que lo conforman, tal como se insinúa en párrafos anteriores, no es simple debido a que ciertos caracteres pueden presentar una distribución en mosaico. Por esta razón algunas especies han sido indistintamente consideradas como sinónimos de otras sin que exista consenso alguno al respecto. Esta situación no es privativa del género. Algo similar ocurre en *Quinchamalium* al punto de que López Laphitz *et al.* (2015) han propuesto considerarlo como monotípico, aunque reconociendo bajo esa única especie (*Quinchamalium chilensis*) una gran variabilidad

que podría estar sujeta -en su opinión- a condiciones ambientales locales. Un criterio similar es sugerido para *Arjona* por Vidal-Russell (2019). Este criterio no es compartido en esta tesis.

Al margen de la problemática que representa el reconocimiento taxonómico de las especies de *Arjona*, en la propuesta que se sostiene en esta tesis se consideran y delimitan los binomios válidos a partir de los caracteres morfológicos que permiten distinguirlos y que por lo tanto representan límites para las especies. Esta posición se discute desde el punto de vista epistemológico en el capítulo destinado al marco teórico y representa una reformulación crítica respecto de la praxis en taxonomía desde el punto de vista argumentativo. También se discute la relevancia de algunas metodologías (fenéticas y cladísticas) que son aplicadas aquí, y que contribuyen a la toma de las decisiones taxonómicas.

De esta manera, se parte de la siguiente hipótesis como eje central de esta tesis:

Si los taxa definidos bajo el género *Arjona* a partir de caracteres morfológicos comparten un antecesor común, entonces estos caracteres constituyen estadios homólogos resultantes de un proceso de evolución que da cuenta, tanto de la monofilia del grupo, como de la diversificación acontecida en él a través del tiempo y en diferentes contextos.

Para corroborar la hipótesis anterior y con el propósito de aproximarnos a la comprensión del grupo en perspectiva histórica, se definen los siguientes objetivos:

- Reconstruir la historia taxonómica y nomenclatural del género *Arjona* y los criterios que han justificado su inclusión en diversas familias y órdenes.
- Caracterizar al género *Arjona* desde el punto de vista morfológico y anatómico, y a la diversidad de taxa que han sido descritos bajo el mismo, estableciendo los límites que permiten definirlos y que a su vez garantizan su distinción de aquellos que integran el género hermano *Quinchamalium*.

- Discutir los aspectos epistemológicos relacionados con la secuencia argumentativa que justifica, como marco teórico, la metodología desplegada en el trabajo taxonómico y por lo tanto, la definición de los taxa propuestos en esta tesis.
- Analizar la trazabilidad de los nombres que le han sido asignados a cada una de las entidades taxonómicas que conforman el género *Arjona*, actualizando la lista sinonímica a partir de aquellas especies consideradas como válidas y ampliando las descripciones para cada una de ellas.
- Analizar las relaciones existentes entre los individuos definidos bajo el género *Arjona* en relación a la variabilidad existente sobre la base de criterios de análisis multivariado.
- Discutir la monofilia del género *Arjona* y establecer las relaciones históricas existentes entre sus especies mediante un análisis filogenético basado en caracteres morfológicos y en criterios de homología.
- Analizar los patrones de distribución de las especies del género *Arjona* utilizando métodos de la biogeografía histórica como la panbiogeografía, los métodos basados en eventos y la definición de áreas ancestrales, a fin de interpretar su historia a partir del impacto que pudo haber tenido en la evolución algunos eventos como la dispersión, la vicarianza y las extinciones.
- Profundizar, a partir de referencias bibliográficas, en la importancia del género tanto en relación a la identidad de las especies a las que parasitan como al valor etnobotánico otorgado por pobladores locales en especial por comunidades originarias.

Cada uno de estos objetivos vertebran capítulos independientes.

Antecedentes históricos

El género *Arjona* Cav. fue descrito en 1797 y publicado en la obra “*Icones et Descriptiones Plantarum*” por el botánico español Antonio José de Cavanilles quien se lo dedicó a Francisco Arjona: botánico, boticario, profesor y catedrático de la Universidad de Cádiz, España, de fines del siglo XVIII. En el prólogo, el autor describe a *Arjona tuberosa* Cav. que constituye la especie que tipifica al género y que es tratado bajo la clase Pentandria: Monogynia según el Sistema Linneano que el propio Cavanilles modifica.

Bajo esta clase [Pentandria], Cavanilles también incluye a los géneros *Quinchamalium*, descrito por Molina (1782) sobre la base de *Quinchamalium chilense* Molina, y *Schoepfia*, descrito por Schreber (1789). Estos tres géneros, *Arjona*, *Quinchamalium* y *Schoepfia*, en la actualidad conforman la familia Schoepfiaceae que fue establecida por Blume (1850), aunque ésta inicialmente sólo incluía al género *Schoepfia*. El autor destaca en ese entonces la afinidad del género *Arjona* con otras familias como Loranthaceae y Santalaceae.

Si bien *Arjona* ha sido considerado históricamente como parte de la familia Santalaceae, algunos autores -en atención a criterios fundamentalmente morfológicos- lo han considerado bajo otras familias afines (figura 2.1), razón por la que considero relevante destacar los cambios taxonómicos aun cuando en todos los casos han quedado contenidos bajo el orden Santalales.

La primera asignación de *Arjona* a la familia Santalaceae fue publicada en “*Prodromus*” por Robert Brown (1810) conjuntamente con los géneros *Thesium*, *Choretrum*, *Fusanus* y *Santalum* -que le da nombre a la familia-, y que hasta ese entonces habían sido incluidos por de Jussieu (1789) bajo Elaeagnaceae y Onagraceae. Años más tarde, Berchtold y Presl (1829) describen al orden Santalales e incluyen bajo éste a los géneros considerados por Brown (1810) en Santalaceae.

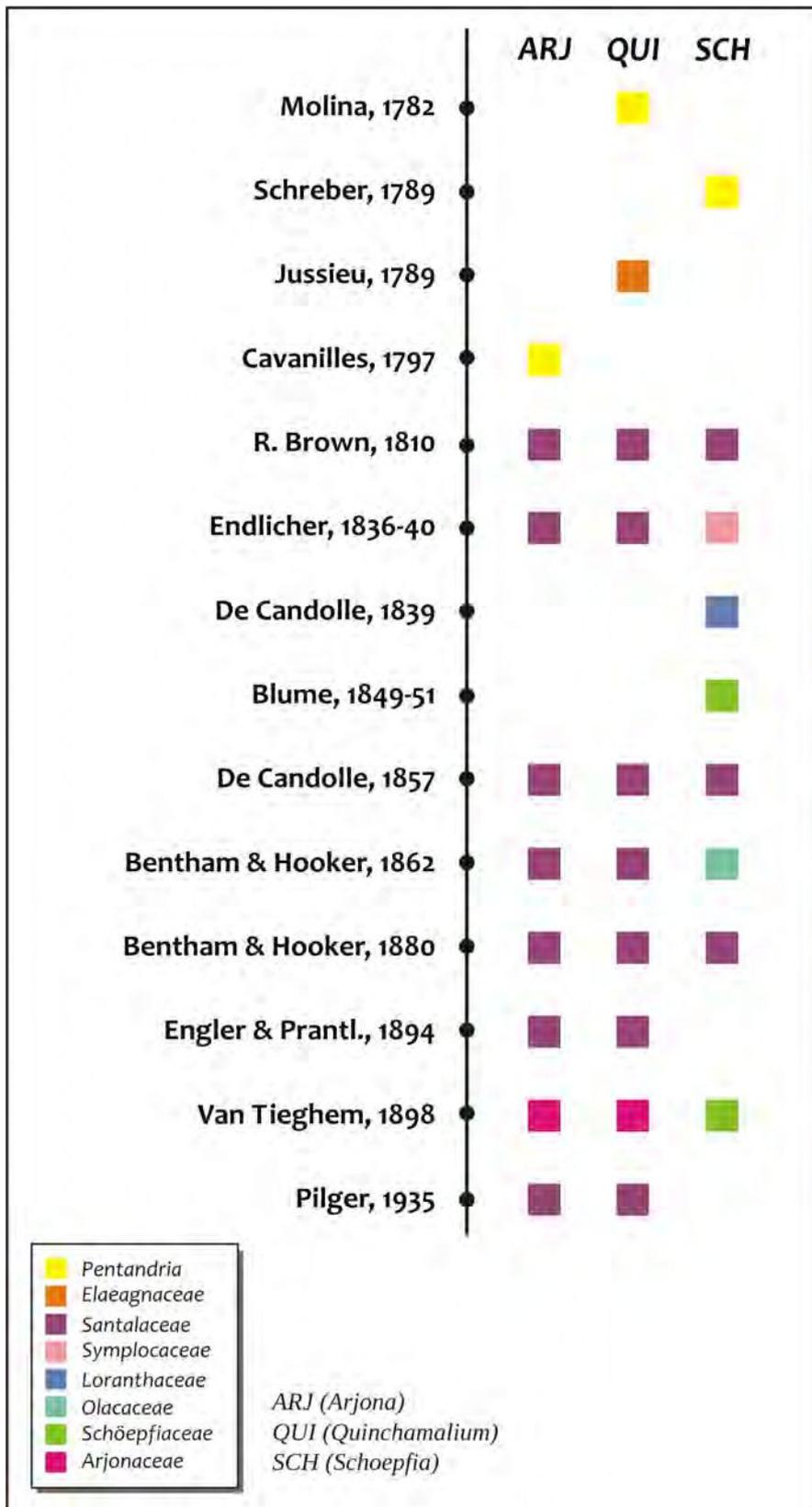


Figura 2.1 Tratamiento taxonómico de los géneros *Arjona*, *Quinchamalium* y *Schoepfia* a través de la historia. En el recuadro se citan las categorías de pertenencia (familias, excepto la clase Pentandria).

Endlicher (1836-1840) considera a los géneros *Quinchamalium* y *Arjona* bajo la familia Santalaceae (Santalales), aunque este último es citado como *Arjoona*, posiblemente a causa de un error tipográfico. En la misma obra, considera a *Schoepfia* (*Schöpfung*) bajo la familia Symplocaceae Desf. Por otra parte, De Candolle (1839) y Baillon (1862) lo ubican en Loranthaceae y Bentham y Hooker (1862), lo incluyen en Olacaceae. La evidencia demuestra que muchos autores no consideraban morfológicamente muy afines a *Arjona* y *Schoepfia*.

Años más tarde, De Candolle (1857), siguiendo el criterio de Endlicher, coincide con el tratamiento de la familia Santalaceae para la mayoría de los géneros, agregando aquellos que fueron descritos con posterioridad o que no fueron incluidos hasta ese entonces y establece las tribus Buckleyeae, Anthoboleae y Santaleae, ésta última con dos subtribus: Santaleae y Thesieae. Bajo esta última tribu incluye a los géneros *Arjona* y *Quinchamalium*. También considera al género *Schoepfia* en Santalaceae, a pesar de que en 1839 lo incluyera en la familia Loranthaceae.

Bentham y Hooker (1880) desestiman la tribu Buckleyeae, pero mantienen a Anthoboleae y definen una nueva tribu, Grubbiaceae, bajo la cual incluyen a *Arjona* y a *Quinchamalium*, mientras que con los géneros restantes -entre los cuales se encuentra *Misodendrum*- crea la tribu Osyrideae.

Por su parte Hieronymus, en Engler y Prantl (1889), excluye de la familia a algunos de los géneros considerados hasta ese momento bajo Santalaceae *s.l.* y crea a partir de estos, nuevas familias como Misodendraceae y Grubbiaceae, aunque mantiene bajo Santalaceae *s.s.* a *Arjona* y *Quinchamalium* en virtud de la presencia de un ovario ínfero y de un perigonio tubular alargado. Van Tieghem (1868), por su parte, considera a ambos géneros bajo la familia Arjonaceae Tiegh., que crea a partir del género homónimo, a pesar de que *Quinchamalium* resulte el nombre más antiguo. En el mismo trabajo confirma la existencia de la familia Schoepfiaceae descrita con anterioridad por Blume (1850). La propuesta de Hieronymus fue adoptada por Rendle (1925), aunque diez años más tarde Pilger, en Engler y Prantl. (1935), revisa el tratamiento taxonómico de Hieronymus (1889) para Santalaceae y propone una clasificación que constituye una referencia obligada para el estudio del orden Santalales (tabla 2.1).

Tabla 2.1 Tratamiento taxonómico del orden Santalales según Pilger, en Engler y Prantl (1935).

Santalaceae R. Br.	Eremolepidaceae Tiegh. ex Kuijt
<p>Tribu Anthoboleae (Dumort.) Spach <i>Anthobolus</i> R. Br. <i>Exocarpos</i> Labill. <i>Omphacomeria</i> (Endl.) A. DC.</p>	<p><i>Antidaphne</i> Poepp. & Endl. <i>Eubrachion</i> Hook. <i>Lepidoceras</i> Hook.</p>
<p>Tribu Amphorogyneae Stauffer ex Stearn <i>Amphorogyne</i> Stauffer & Hürl. <i>Choretrum</i> R. Br. <i>Daenikera</i> Hürl. & Stauffer <i>Dendromyza</i> Danser <i>Dendrotrophe</i> Miq. <i>Dufrenoya</i> Chatin <i>Leptomeria</i> R. Br. <i>Phacellaria</i> Benth. <i>Spirogardnera</i> Stauffer</p>	<p>Viscaceae Miers.</p> <p><i>Arceuthobium</i> M. Bieb <i>Dendrophthora</i> Eichl. <i>Ginalloa</i> Korth. <i>Korthalsella</i> Tiegh. <i>Notothixos</i> Oliv. <i>Phoradendron</i> Nutt. <i>Viscum</i> L.</p>
<p>Tribu Santaleae A, DC. (syn. Osyrideae Rchb.) <i>Acanthosyris</i> (Eichl.) Grieseb. <i>Buckleya</i> Torr. <i>Cervantesia</i> Ruiz & Pav. <i>Colpoon</i> P. J. Bergius <i>Comandra</i> Nutt. <i>Geocaulon</i> Fernald <i>Jodina</i> Hook. & Arn. ex Meissn. <i>Kunkeliella</i> Stearn <i>Mida</i> A. Cunn. ex Endl. <i>Myoschilos</i> Ruiz & Pav. <i>Nanodea</i> Banks ex C. F. Gaertn. <i>Nestronia</i> Raf. <i>Okoubaka</i> Pellegr. & Normand <i>Osyris</i> L. <i>Pyrularia</i> Michx. <i>Rhoiacarpos</i> A. DC. <i>Santalum</i> L. <i>Fusanus</i> R. Br., p.p. <i>Scleropyrum</i> Arn. K. Schum. & Lauterb.</p>	<p>Opiliaceae Valetton</p> <p><i>Agonandra</i> Miers ex Benth. <i>Cansjera</i> Juss. <i>Champereia</i> Griffith <i>Gjellerupia</i> Lauterb. <i>Lepionurus</i> Blume. <i>Meliantha</i> Pierre <i>Opilia</i> Roxb. <i>Pentarthopalopilia</i> Hiepko. <i>Rhopalopilia</i> Pierre <i>Urobotrya</i> Stapf.</p>
<p>Tribu Thesieae Rchb. <i>Arjona</i> Cav. <i>Osyridocarpus</i> A. DC. <i>Quinchamalium</i> Molina <i>Thesidium</i> Sonder <i>Thesium</i> L.</p>	

Han sido varios los autores que han trabajado sobre Santalales con posterioridad, a saber: Engler y Diels (1936), Danser (1955), Stauffer y Hürlimann (1957), Stauffer (1959, 1968, 1969, 1972), Barlow (1964), Stearn (1972), Hiepko (1979, 1982, 1985, 1987, 2000), Hewson y George (1984), Kuijt (1968, 1969), Macklin (2000), Macklin y Parnell (2000, 2002). Muchos de ellos sugirieron modificaciones taxonómicas basadas en la afinidad morfológica que existe entre géneros que configuraron cambios en la posición relativa de los que originalmente eran incluidos en Santalaceae y que en la actualidad se encuentran en familias afines como Grubbiaceae, Loranthaceae, Misodendraceae, Olacaceae, Opiliaceae y Octoknemaceae.

Estas sucesivas reconsideraciones dan cuenta de que no siempre los límites taxonómicos entre los géneros han estado bien definidos. Tan es así que Baillon (1868-1870) incluye a Santalaceae dentro de la familia Loranthaceae -según él- debido a la embriología de tipo “anormal”, al escaso desarrollo de los óvulos y al hábito hemiparásito, a pesar de que es posible distinguirlas por la forma del fruto y por la ausencia de un cálculo desarrollado.

En un trabajo de síntesis sobre la filogenia de Santalales, Nickrent *et al.* (2010) presentan un árbol filogenético (figura 2.2) realizado sobre la base de caracteres moleculares en el que Schoepfiaceae y Misodendraceae resultan hermanas y, ambas familias, forman parte de un clado monofilético que también comprende a Loranthaceae y que a su vez queda incluido en un clado más inclusivo en el cual se encuentra Santalaceae, entre otras familias.

El autor refiere que dentro de Schoepfiaceae, la relación entre *Arjona* y *Quinchamalium* no fue nunca discutida, aunque la afinidad existente entre estos géneros con *Schoepfia* fue notada con anterioridad por van Tieghem (1868) y confirmada poco tiempo antes por Der y Nickrent (2008) sobre la base de evidencia molecular. Esa relación es igualmente sostenida por caracteres morfológicos.

La presencia de brácteas y de bracteolas persistentes en la base de la flor que pueden ser libres en el género *Arjona* o estar fusionadas en los géneros *Schoepfia* y *Quinchamalium*, el tipo de perianto homoclamídeo, la presencia de tricomas opuestos a los estambres en el interior de la garganta del tubo de la corola, la posición del ovario respecto del resto de las piezas florales y el tipo de fruto, constituyen evidencia de monofilia en la familia.

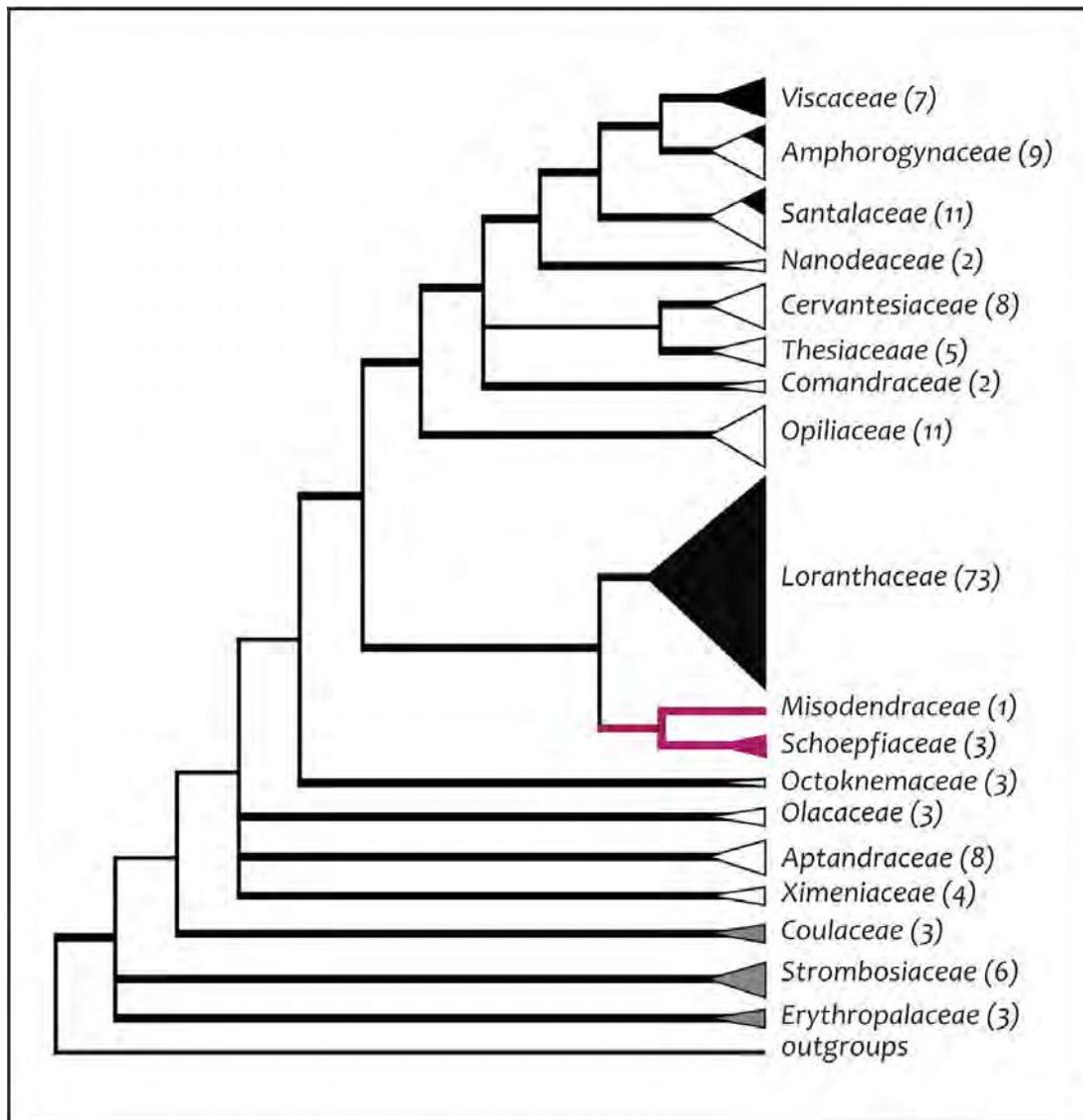


Figura 2.2 Tratamiento taxonómico del orden Santalales s.l., propuesto por Nickrent *et al.* (2010).

En el cladograma obtenido por Der y Nickrent (2008) para Santalaceae s.s. (figura 2.3) puede corroborarse que tanto la familia Misodendraceae, representada en el árbol por *Misodendrum linearifolium*, como el clado “*Schoepfia*”, representado por *Arjona tuberosa* Cav., *Quinchamalium chilense* Lam. y *Schoepfia schreberi* Gmelin, no forman parte de Santalaceae s.s., sino de un clado monofilético que las comprende, mientras que dentro de Schoepfiaceae, el género *Quinchamalium* constituye el grupo hermano de *Arjona*. Al margen de estos resultados Kuijt (2015), en una nueva revisión del orden, transfieren nuevamente a ambos géneros desde Schoepfiaceae a la familia Santalaceae s.l., tal como eran considerados en el pasado.

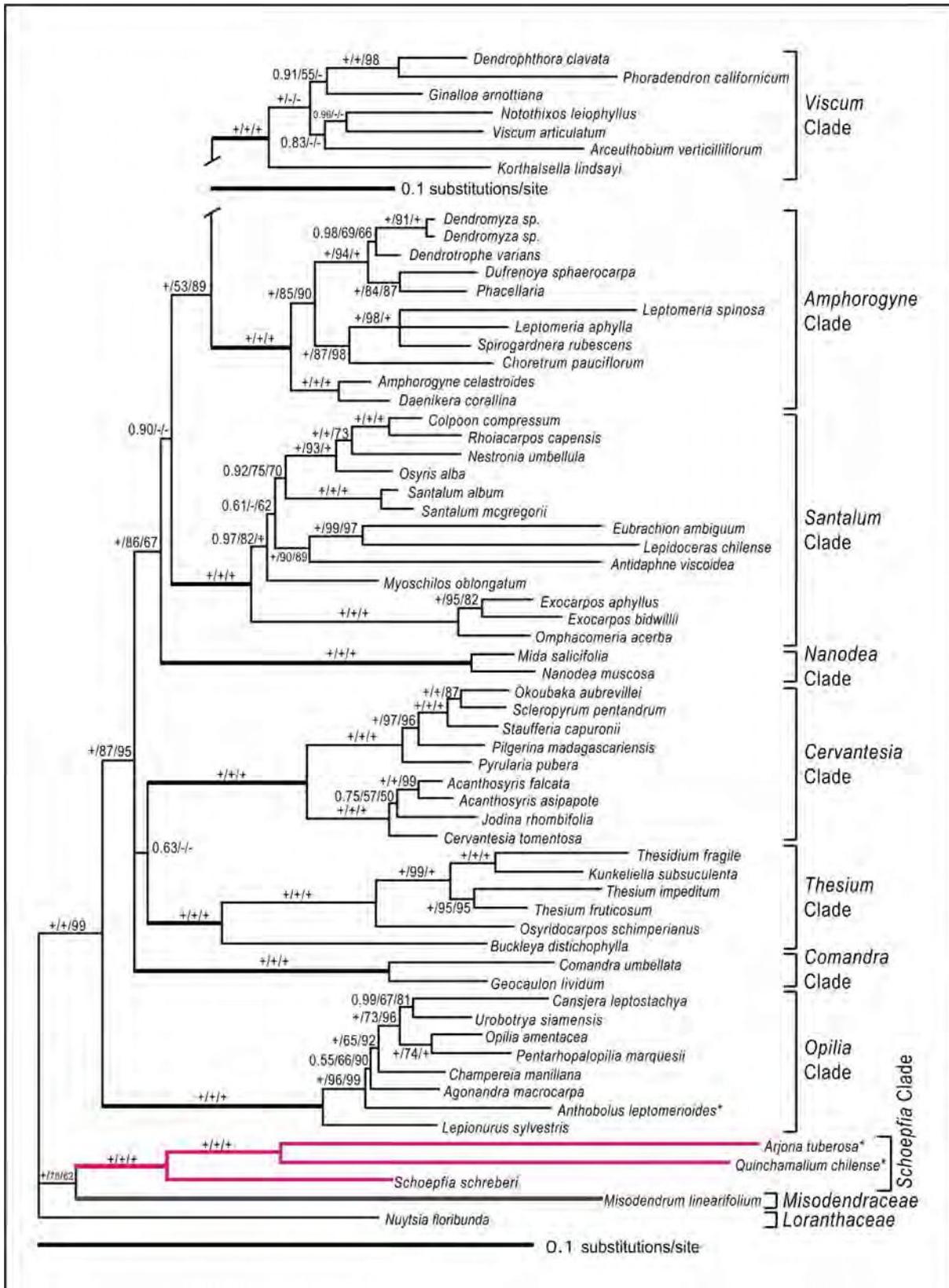


Figura 2.3 Cladograma de la familia Santalaceae (Der y Nickrent, 2008). Obsérvese la posición de la familia Schoepfiaceae y su relación con Misodendraceae.

Los resultados que confirman a Misodendraceae y a Schoepfiaceae como familias hermanas incluidas en el orden Santalales son también aceptados bajo el sistema APG (Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II / APG III / APG IV) según el cladograma (figura 2.4).

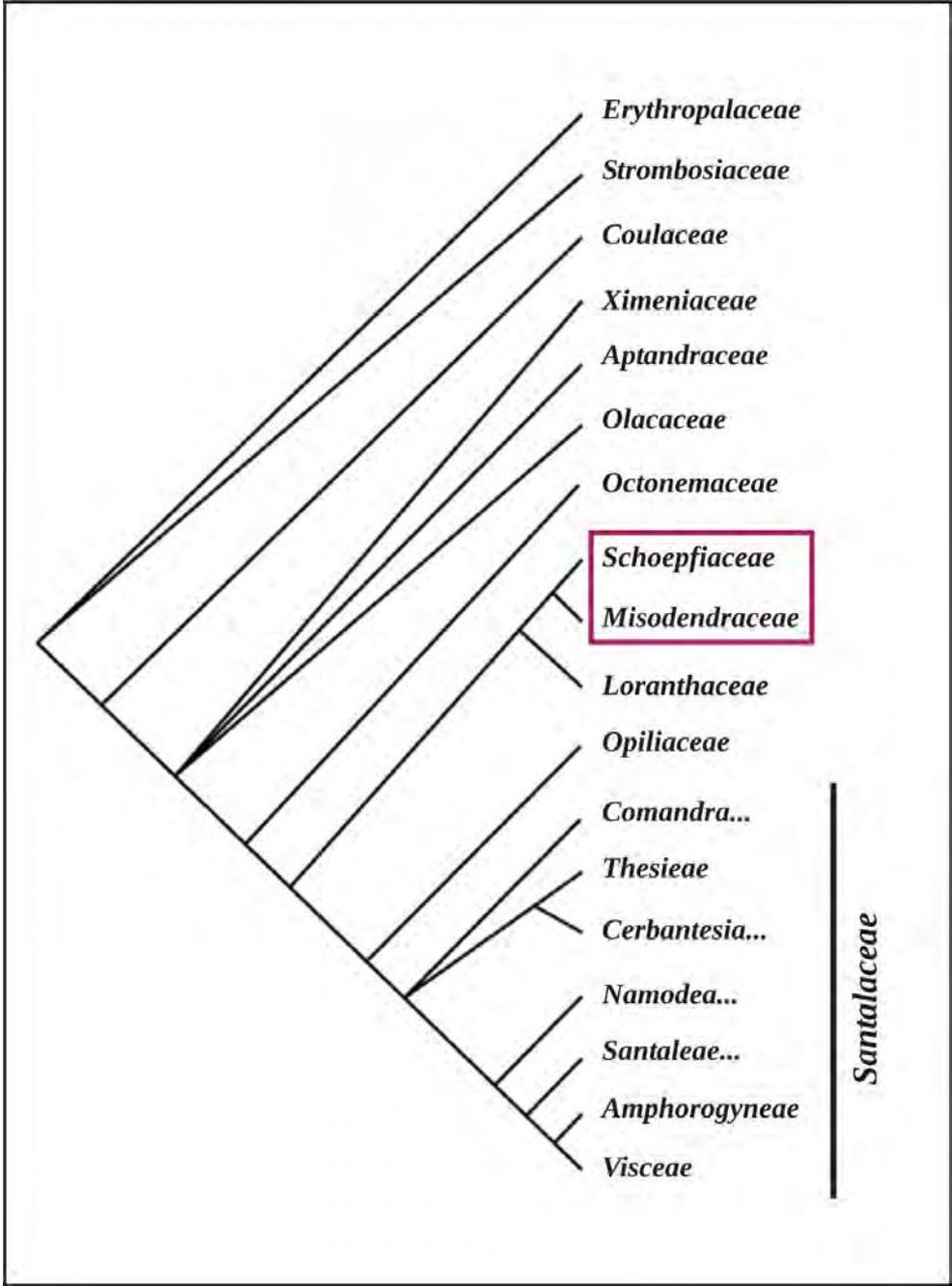


Figura 2.4 Cladograma para el orden Santalales según APG (Angiosperm Phylogeny Group).

El panorama general de las relaciones entre los taxa hemiparasitos respecto a las diferentes versiones del sistema parece estar estabilizándose (Su *et al.*, 2015; Nickrent *et al.*, 2019). Así, Misodendraceae resulta en la mayoría de los cladogramas hermana de Schoepfiaceae (y ambas familias, a su vez, hermanas de Loranthaceae), especialmente en los análisis que incluyen muchos taxa (figura 2.4). Algunos trabajos recientes (Nickrent *et al.*, 1998; Der y Nickrent, 2008; Vidal-Russell y Nickrent, 2008a,b; Nickrent *et al.*, 2010; Su *et al.*, 2015) confirman estas relaciones.

Entre los caracteres que distinguen a la familia Schoepfiaceae de otras familias o clados del orden, la existencia de un único verticilo de protección de los esporofilos parece ser el más relevante. Si bien este verticilo fue considerado tradicionalmente como un perigonio, ha sido interpretado recientemente como un perianto monoclamídeo, probablemente equivalente a la corola en otros miembros del orden, donde el cáliz suele ser pequeño o rudimentario. Estas consideraciones han sido originalmente atribuidas a Hiepko (1984) quien fue el primero en interpretar a este único verticilo como un perianto para la familia Opiliaceae al carecer de un cáliz evidente. La interpretación se extendió luego, para otras familias del orden Santalales.

Aspectos nomenclaturales

En el año 1797, Antonio José de Cavanilles al publicar el género *Arjona* Cav. en “*Icones et Descriptiones Plantarum*”, describe al binomio *Arjona tuberosa* Cav., acompañando la descripción original de una ilustración rotulada como *tab. 383*, (figura 3.1) que el propio autor cita en el protólogo de la especie para la localidad de “Puerto Deseado, en América meridional”

Habitat in America; meridionalis portu vulgo Deseado in siccis et aridis prope fontem de los Guanacos; floretque Decembri. Vidi siccam in laudato herbario, eiusque iconem vivis coloribus expressam

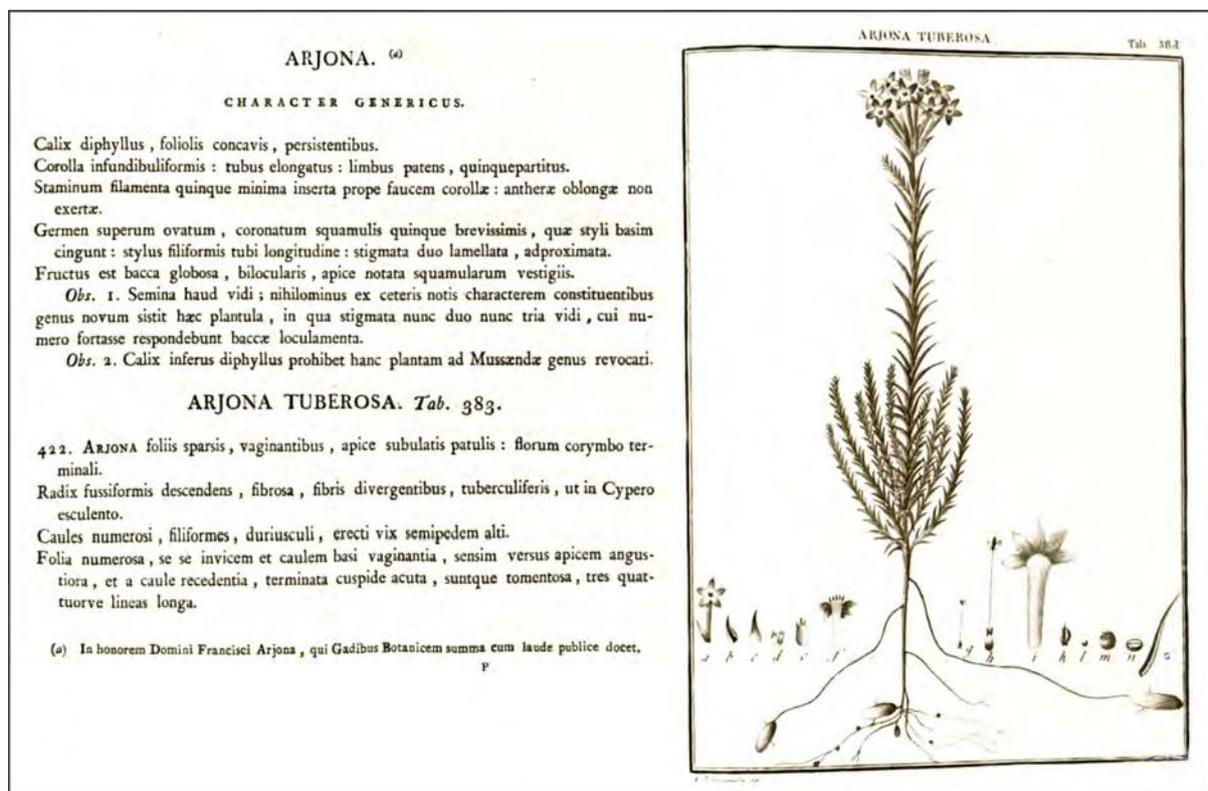


Figura 3.1 Protólogo del género *Arjona* Cav., en *Icones et Descriptiones Plantarum*, acompañado de la lámina original del autor.

La localidad se corresponde con los datos que aparecen en la etiqueta del material depositado en las colecciones del herbario del Real Jardín Botánico de Madrid (MA652207!) considerado

como holotipo de la especie, y en el que figura un boceto a lápiz que se corresponde con algunos de los detalles publicados en la ilustración de la descripción original.

A la fecha, se han descrito 22 taxa bajo el género *Arjona*, algunos de los cuales han sido incluidos bajo la sinonimia de otros binomios en atención a muy diversos criterios. Si bien actualmente no todas las especies son consideradas como válidas, en este capítulo se enuncian cronológicamente (figura 3.2) los antecedentes nomenclaturales, en tanto la identidad de las mismas se discutirá y evaluará oportunamente bajo cada especie en el capítulo dedicado al tratamiento taxonómico.

Desde la fecha de la publicación de *Arjona tuberosa* Cav., no existen nuevos nombres para el género hasta que Poeppig en una obra editada por Meyen en 1843 publica *Arjona ruscifolia* Poepp. como parte de una revisión de Santalaceae.

Más tarde, Joseph Dalton Hooker (1847) describe, en la “Flora Antártica”, a *Arjona pusilla* Hook. f., y a *Arjona patagonica* Homb. et Jacquinot, destacando que esta última carece de descripción. Por este motivo, la cita correcta para esta la especie sería: *Arjona patagonica* Homb. et Jacquinot ex Hook. f. Es curioso, sin embargo, que en todas las revisiones clásicas posteriores, en las floras regionales actuales y en las bases de datos de Trópicos e IPNI *Arjona patagonica* sea atribuida a Joseph Decaisne.

La clave de la confusión parece deberse al hecho de que en el año 1852, se publica una ilustración de la especie en un “Atlas Botánico” (Jacquinot, 1852) sin que ésta se encuentre acompañada de una descripción pero sí de la leyenda “*Ad portum magallanicum Peckett*” que refiere a la localidad de colecta. La muerte de Hombron ese mismo año obligó a los editores a delegar la redacción del tomo II del catálogo -en la que se publican las descripciones de las especies ilustradas en el tomo I del Atlas- a Decaisne y en esta nueva edición el autor incluye la diagnosis en latín de la especie que ha sido considerada como el protólogo de la especie. A pesar de que Decaisne (1853) aclara haber consultado el trabajo de Hooker (1847), su comentario parece haber pasado inadvertido (ver Observaciones en *A. patagonica*).

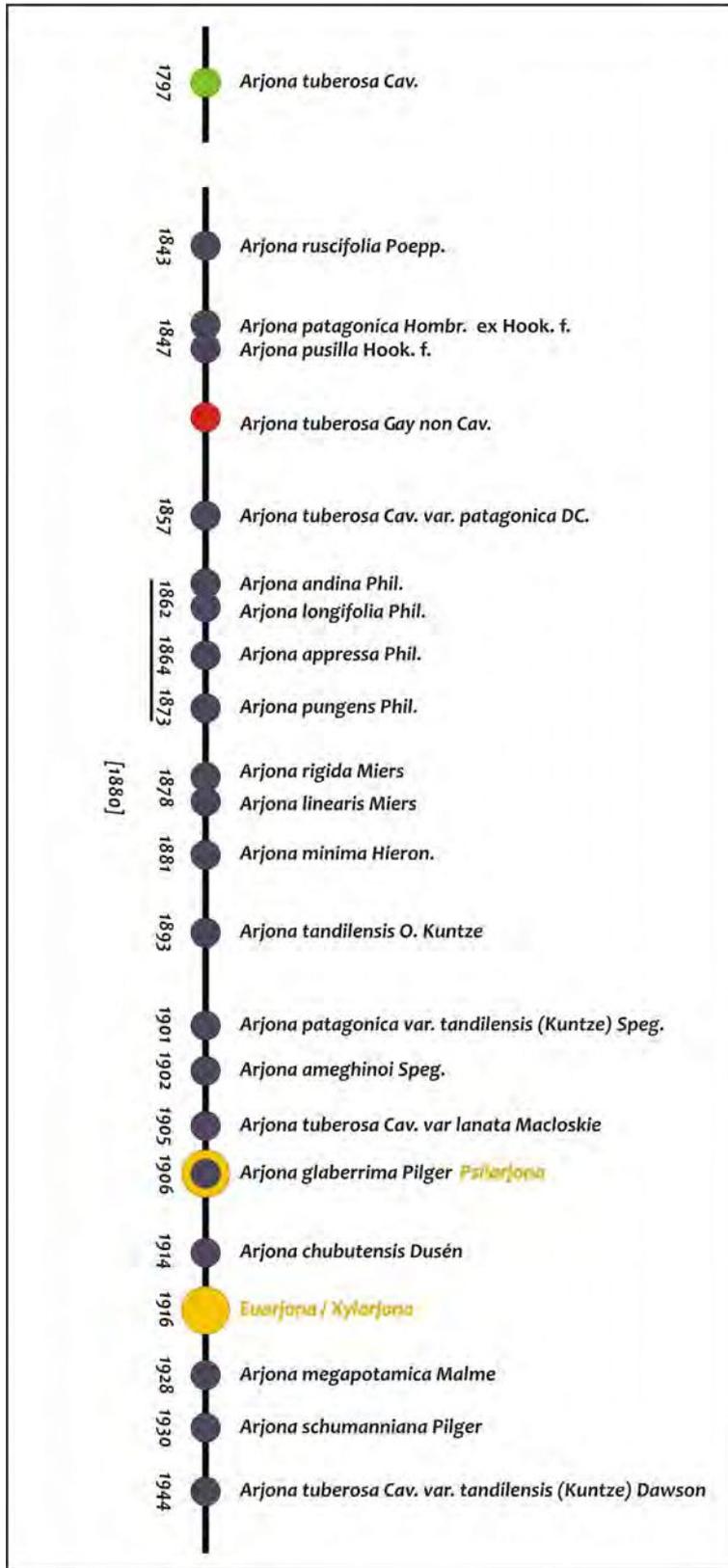


Figura 3.2 Cronología de la publicación de los taxa en el género *Arjona*. El círculo verde representa la primera especie descrita, el rojo destaca un *nomen nudum*, mientras que los de color amarillo refieren a la publicación de las secciones.

En la misma época Claudio Gay (1849), menciona para Chile a *A. tuberosa*, incorporando una breve diagnosis en latín y una en español que difieren de la publicada originalmente por Cavanilles. Gay sugiere que existen diferencias entre los ejemplares sobre los que basa su descripción y la especie descrita con anterioridad por Cavanilles. Dado que Gay no propone un nuevo nombre, autores posteriores emplearon la cita *A. tuberosa* Gay non Cav. para referirse a ella. El autor además en esa obra redescubre a *A. pusilla* Hook. f. y a *A. patagonica* Homb. et Jacquinot ex Hook. f. y comenta que esta última podría ser una variedad de *A. pusilla* Hook. f.

De Candolle (1857), por su parte, establece la nueva combinación *A. tuberosa* var. *patagonica* (Homb. et Jacquinot ex Hook. f.) DC, reconociendo el uso del nombre *Arjoona* como un error tipográfico. Philippi (1862) describe a *Arjona longifolia* Phil. para la localidad de San Rafael, en la provincia de Mendoza y a *Arjona andina* Phil. En una observación, Philippi comenta que inicialmente *A. andina* se podría corresponder con *A. tuberosa* Cav., pero que luego de analizar la especie de Cavanilles en detalle, no le quedan dudas de que *A. andina* constituye una especie diferente consistente con *A. tuberosa* Gay non Cav. Asimismo, en una publicación posterior Philippi (1864-1865) describe a *Arjona apressa* Phil., sobre la base de un material colectado en Patagonia y en 1873 describe otra nueva especie: *Arjona pungens* Phil.

Años más tarde, Miers (1878-1880) incluye a *Arjona* en la familia Olacaceae, ampliando la descripción del género en latín y aclarando que su descripción constituye una “enmienda”. En esa revisión reconoce ocho especies: *A. apressa* Phil., *A. longifolia* Phil., *A. patagonica* (Homb. et Jacquinot) Hook. f., *A. pusilla* Hook. f., *A. tuberosa* Cav., y *A. ruscifolia* Poepp. Además, describe las especies *Arjona linearis* Miers y *Arjona rigida* Miers, acotando que esta última se corresponde con *A. tuberosa* Gay non Cav., mencionada más arriba.

Pocos años después Friderico Philippi (1881) reconoce cinco especies para Chile: *A. andina* Phil., bajo la cual considera a *A. tuberosa* Gay non Cav. como sinónimo, a *A. pungens* Phil., a *A. pusilla* Hook. f., a *A. ruscifolia* Poepp., manifestando ciertas dudas sobre las diferencias que puedan existir entre esta especie y *A. andina*, y por último a *A. tuberosa* Cav., incluyendo bajo su sinonimia a *Quinchamala patagonica* Spr. (nombre considerado inválido). Además menciona a *A. tuberosa* Cav. var. *patagonica* (Homb. et Jacquinot ex Hook. f.) DC., y a *A.*

tuberosa Gay non Cav. El hecho de que en la misma obra el autor considere a *A. tuberosa* Gay non Cav., también como un sinónimo de *A. andina*, refleja sus dudas respecto de la identidad de esta especie. En ese mismo año, Hieronymus (1881) describe una nueva especie para el género: *Arjona minima* Hieron., circunscrita a la localidad de Leoncito, en San Juan, Argentina.

En 1893, Otto Kuntze describe a *A. tandilensis* Kuntze. No obstante, años más tarde, Spegazzini (1901) la considera como una variedad, según la nueva combinación *A. patagonica* var. *tandilensis* (Kuntze) Speg., mientras que un año después el propio Spegazzini (1902), describe a *Arjona ameghinoi* Speg. a partir de un material colectado en la localidad de Chonkenk Aik, Río Chico, que se encuentra depositado en el herbario LP. En la misma obra, cita también para Argentina a *A. apressa* Phil., *A. longifolia* Phil., *A. patagonica* Homb. et Jacquinet ex Hook f., a *A. pusilla* Hook. f. y a *A. tuberosa* Cav.

Años más tarde, Macloskie (1905) describe una nueva variedad para el sur de la patagonia a la que denomina *Arjona tuberosa* Cav. var. *lanata* Macloskie. En el trabajo también cita a *A. ameghinoi* Speg., *A. apressa* Phil., *A. longifolia* Phil., a *A. patagonica* Homb. et Jacquinet ex Hook f. -bajo la cual incluye como sinónimo a *A. tuberosa* var. *patagonica* (Homb. et Jacquinet ex Hook. f.) DC.-, a *A. pusilla* Hook. f., a *A. rigida* Miers y a *A. tuberosa* Cav. A su vez, Pilger (1906), describe a *Arjona glaberrima* Pilg. sobre un material colectado en los Altos Andes de los alrededores de Lima, Perú, y en base a sus particularidades sugiere para el género una nueva sección a la que denomina *Psilarjona* (figura 3.2), en tanto Dusén en Macloskie y Dusén (1914) describe a *Arjona chubutensis* Dusén para la flora patagónica.

En una de las contribuciones más importantes sobre el género, Skottsberg (1917) reconoce tres secciones para *Arjona* (figura 3.2, tabla 3.1): (1) la sección *Psilarjona* creada por Pilger (1906) que incluye a *A. ameghinoi* Speg., *A. glaberrima* Pilger y *A. minima* Hieron.; (2) la nueva sección *Euarjona* que incluye a *A. andina* Phil., *A. apressa* Phil., *A. chubutensis* Dusén, *A. patagonica* Homb. et Jacquinet ex Hook. f., *A. pungens* Phil., *A. rigida* Miers, *A. ruscifolia* Poepp., *A. tandilensis* Kuntze y *A. tuberosa* Cav.; y (3) la nueva sección *Xylarjona* que incluye a *A. brasiliensis* Schum. -que constituye un *nomen nudum*-, a *A. linearis* Miers y a *A. longifolia* Phil.

Algunas de estas decisiones taxonómicas, han sido sostenidas y/o refutadas en años posteriores, de modo tal que algunos taxa han mantenido su identidad en nuevos tratamientos taxonómicos, y otros han pasado a la sinonimia, aportando nuevos nombres y nuevas combinaciones para el género, aunque en términos generales los trabajos de Skottsberg (1917, 1940) constituyen una referencia indiscutible en lo concerniente a la sistemática del grupo.

Tabla 3.1 Especies consideradas bajo las secciones propuestas por Pilger (1906) y Skottsberg (1917)

Secciones		
<i>Psilarjona</i> Pilger (1906)	1881	<i>Arjona minima</i> Hieron.
	1847	<i>Arjona pusilla</i> Hook. f.
	1902	<i>Arjona ameghinoi</i> Speg.
	1906	<i>Arjona glaberrima</i> Pilg.
<i>Euarjona</i> Skottsberg (1917)	1797	<i>Arjona tuberosa</i> Cav.
	1843	<i>Arjona ruscifolia</i> Poepp.
	1847	<i>Arjona patagonica</i> Homb. et Jacquinot ex Hook. f.
	1862	<i>Arjona andina</i> Phil.
	1864	<i>Arjona apressa</i> Phil.
	1873	<i>Arjona pungens</i> Phil.
	1878	<i>Arjona rigida</i> Miers
	1893	<i>Arjona tandilensis</i> Kuntze
1914	<i>Arjona chubutensis</i> Dusén	
<i>Xylarjona</i> Skottsberg (1917)	_____	<i>Arjona brasiliensis</i> Schum.
	1878	<i>Arjona linearis</i> Miers
	1862	<i>Arjona longifolia</i> Phil.
	1928	<i>Arjona megapotamica</i> Malme.
	1930	<i>Arjona schumanniana</i> Pilg.

Posteriormente, Malme (1928) describe a *A. megapotamica* Malme, Pilger (1930) describe a *A. schumanniana* Pilg. para Uruguay y el sur de Brasil, y Macbride (1937) confirma la presencia de *A. glaberrima* Pilg. para la Flora de Perú.

Por su parte, en el año 1944, la Revista del Museo de La Plata publica “Las Santaláceas Argentinas” que constituyó la tesis doctoral de Genoveva Dawson. En ese trabajo se sinonimizan algunas especies en consonancia con los cambios nomenclaturales propuestos por los autores anteriores. La autora considera como especies válidas a *A. chubutensis* Dusén, *A. longifolia* Phil., *A. patagonica* Homb. et Jacquinot ex Hook. f., *A. pusilla* Hook. f. y a *A.*

tuberosa Cav., proponiendo además la nueva combinación *A. tuberosa* Cav. var. *tandilensis* (Kuntze) Dawson.

El trabajo de Dawson (1944) representa la más reciente y completa revisión del género *Arjona* para la Argentina y su influencia en estudios posteriores del grupo en el país y el cono sur de América del Sur ha sido ciertamente relevante. Las especies definidas por ella, son citadas en las diferentes floras regionales entre las que se destacan la Flora de la Provincia de Buenos Aires (Dawson en Cabrera, 1967), el Manual de la Flora de los alrededores de Buenos Aires (Cabrera y Zardini, 1979), la Flora de Tierra del Fuego (Moore, 1983), la Flora Patagónica (Dawson en Correa, 1984), la obra de los géneros de fanerógamas de Argentina (Hauman y Hunziker, 1984), la Flora de San Juan (Kiesling, 1994) y más recientemente el Catálogo de la Flora de las Plantas Vasculares del Cono Sur (Zuloaga *et al.*, 2008), la Flora del Cono Sur (Zuloaga *et al.*, 2009) y la Flora Argentina (Anton y Zuloaga, 2012). En estas obras prácticamente se reproduce el tratamiento publicado por Dawson (1944), convalidando la sinonimia de la mayoría de las especies delimitadas por ella.

Finalmente Vidal-Russell (2019) estudia las relaciones filogenéticas en el género, utilizando como unidades a las especies reconocidas por Dawson (1944). El trabajo se basa en marcadores de ADN cloroplástico, encontrando que los ejemplares identificados bajo una u otra especie aparecen indistintamente en clados diferentes. Sobre la base de esto y de la diversidad morfológica encontrada para las especies, Vidal-Russell (2019) sugiere que éstas podrían hibridizar conformando ecotipos. Por ello, concluye que la diversidad existente en el género estaría contenida en una única especie polimórfica con variantes que responden a variaciones microclimáticas en las que se expresan adaptaciones locales siguiendo el criterio que propone López Laphitz *et al.* (2015) para el género *Quinchamalium* al reducir las especies descritas para Argentina y Chile bajo la sinonimia de una única especie: *Quinchamalium chilensis* Molina. En el caso de *Arjona*, los análisis morfológicos, morfométricos y filogenéticos llevados a cabo en este trabajo de tesis y, que se muestran en los capítulos siguientes, no coinciden con los resultados de Vidal-Russell (2019).

Morfología y Anatomía

El uso de la morfología externa en el establecimiento de los límites que definen a las especies ha sido una práctica frecuente en la sistemática. Más allá de que las primeras clasificaciones han estado sustentadas en criterios artificiales que no representaban la historia evolutiva de un grupo, y que en los últimos años el uso de caracteres que dan cuenta de homologías ha permitido avanzar en la construcción de clasificaciones más naturales basadas en relaciones ancestro-descendientes (Morrone *et al.*, 1992; Lanteri y Cigliano, 2006), la morfología externa y la anatomía continúa siendo importante para establecer las relaciones de pertenencia de los individuos a una determinada categoría taxonómica, razón por la cual, en este capítulo, se describen de manera comparada la variabilidad morfológica existente en el género *Arjona* tratando de establecer si existen patrones para los caracteres considerados como diagnósticos en el grupo, así como los patrones anatómicos encontrados.

Materiales y Métodos

Los patrones morfológicos y anatómicos que se presentan en el género y la variabilidad existente en los ejemplares consultados fue analizada a partir de la observación de los materiales de herbario y material fresco. Se tomaron en cuenta las características de órganos y estructuras como el rizoma y la presencia o no de tubérculos en él, la forma y disposición de los mismos, la presencia de raíces caulógenas, de hojas catáfilas asociadas a la base de éstas, así como la presencia de haustorios en su ápice.

Con relación a la parte aérea se analizó el porte de la planta, las características del vástago principal, el tipo y plano de sus ramificaciones laterales, la forma de las hojas, la cantidad de venas y el patrón de venación, así como la disposición de las flores, el modo en que se agrupan, las características de las brácteas que la protegen y las particularidades de cada uno de sus verticilos, incluyendo una caracterización del fruto y de la pubescencia de la planta.

El trabajo morfológico se realizó, en un principio, estableciendo grupos a partir de la observación directa de parámetros como el tipo de ramificación y la presencia diferencial de flores ya sea en el ápice del vástago principal como en las ramas laterales. Sobre esos grupos establecidos *a priori* se estudiaron en detalle el resto de los caracteres. Además se procedió a la realización de disecciones de la flor, en particular del ovario y del fruto para su descripción y caracterización.

El trabajo se desarrolló utilizando una lupa estereoscópica marca Nikon SMZ 1000 provista con cámara clara y cámara fotográfica.

La diversidad de variantes encontradas se asociaron posteriormente a los rótulos que *-a priori-* definían a los ejemplares revisados, aunque en esta etapa del trabajo el propósito central se focalizó en comprender el modo en que se expresa la variabilidad de los caracteres morfológicos en los materiales analizados. A partir de este estudio se delimitaron patrones y se establecieron los diferentes estados de los caracteres. Además, se analizaron aquellos que pudieran, por su ubicación estructural, ser considerados como homólogos y en base a ellos se caracterizó la variabilidad, considerando a la conjunción de variantes como límites en la definición de los taxa.

El patrón de venación se estudió en fragmentos de hoja previamente diafanizados. Para ello, se hidrataron las láminas foliares durante 72 horas en agua con detergente. Luego se lavó en agua destilada y se hirvió en una solución de alcohol etílico 98% durante 5 minutos y posteriormente en una solución combinada de alcohol etílico 98% e hidróxido de sodio (NaOH al 5%) durante 10 minutos.

El material lavado, se sumergió durante 48 horas en una solución acuosa de hipoclorito de sodio (NAClO al 50%) y una vez clarificado, se sometió a la acción de una solución de hidrato de cloral al 5% ($C_2H_3Cl_3O_2$) durante 24 horas con el fin de transparentarlo. Finalmente se lavó varias veces con agua destilada, se pasó por una solución de alcohol etílico al 70%, se tiñó con una solución saturada de safranina en alcohol etílico al 80% y se fijó

utilizando gelatina glicerizada. Para el estudio de los patrones de venación se siguió la clasificación de Hickey (1974).

Se realizaron cortes longitudinales en haustorios y cortes transversales en haustorios, rizomas, tubérculos, vástagos, ramas laterales, hojas y frutos. Las muestras se hidrataron en agua con detergente y se cortaron a mano alzada. Los cortes se pasaron sucesivamente por soluciones de alcohol etílico al 50% y 70% y se tiñeron con safranina saturada en alcohol etílico al 80%, se lavaron con agua destilada y se montaron en gelatina glicerizada. Una vez que se procesaron las muestras, se observaron bajo un microscopio óptico binocular Nikon Eclipse E200 con cámara fotográfica digital acoplada Nikon Coolpix S10 y se obtuvieron fotografías digitales.

Asimismo se obtuvieron muestras polen directamente a partir de la descarga de las anteras con el propósito de caracterizarlo tipológicamente bajo microscopio óptico y se describió en detalle el patrón de la exina a partir de fotografías publicadas con anterioridad por Farabee (1991) que fueron obtenidas al microscopio electrónico y no fueron descritas en detalle en ese entonces.

Morfología del Cormo

Todas las especies de *Arjona* son hierbas perennes que parasitan las raíces de otras plantas dicotiledóneas y de algunas gimnospermas y monilofitas. Si bien la totalidad de los individuos revisados comprende plantas de alrededor de 12-18 cm de altura, existen algunos ejemplares de mayor tamaño aunque no exceden los 30 cm de altura. Las plantas tienen tallos aéreos (vástagos) y subterráneos (rizomas y tubérculos).

Raíces

Las raíces en el género *Arjona* son caulógenas, es decir se originan directamente del rizoma. En su base se observa una protuberancia de tejido epidérmico que la envuelve a modo de collar y que pareciera ser un tejido “reactivo” como respuesta a la ruptura de la epidermis del rizoma (figura 4.1A). El ápice de las raíces de *Arjona* carece de caliptra y en su lugar presenta

un haustorio (figura 4.1B) en forma de gancho que le permite romper el tejido de las raíces de las plantas a las que parasita y acceder a su sistema vascular.

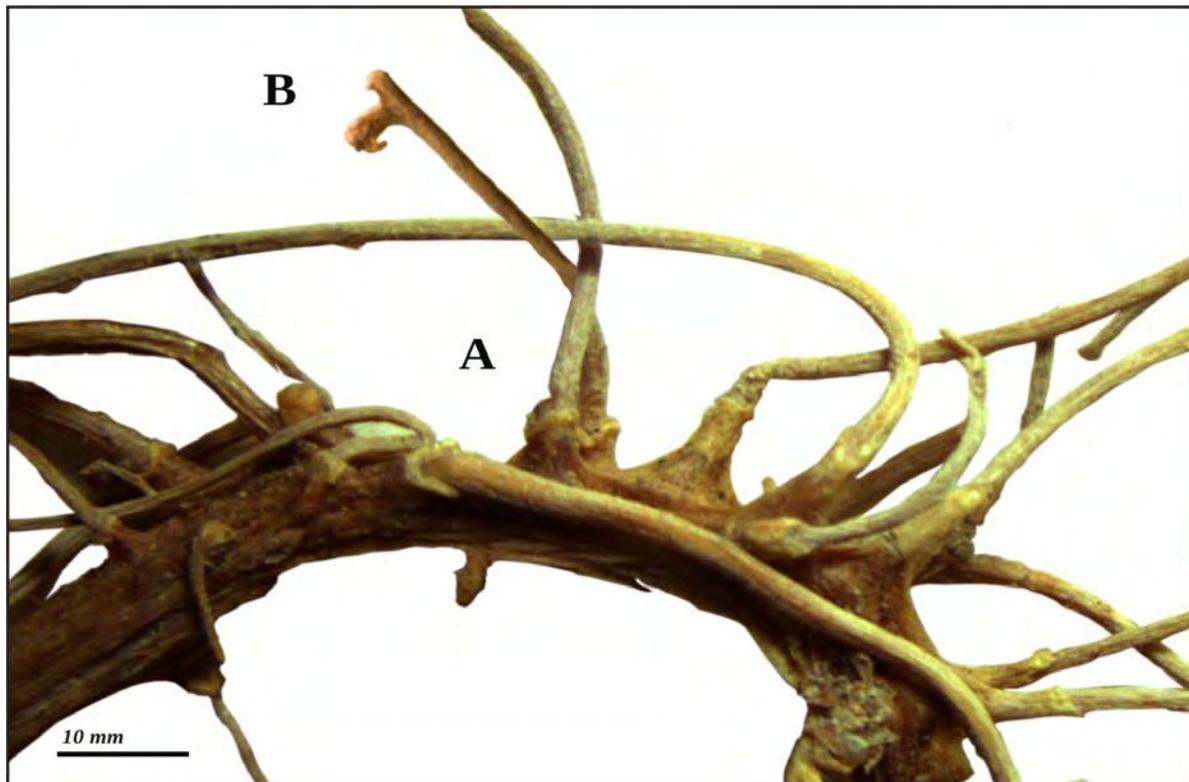


Figura 4.1 Base de las raíces de origen caulógeno a partir del rizoma. A) detalle del collar que la envuelve; B) detalle del ápice de las raíces donde se observan los haustorios.

En el extremo apical del haustorio se observa, en sección longitudinal (figura 4.2A, B *cl*), una epidermis monoestratificada (*ep*) con células isodiamétricas vacuoladas, una hipodermis desprovista de clorénquima a diferencia de otras especies de Santalales (Dobbins y Kuijt, 1974) con abundante tejido de células parenquimatosas (*pa*) que facilitan el flujo de líquidos y solutos por vía simplástica y células con abundantes gránulos de almidón. Además es posible reconocer un tejido vascular (*tv*) cuyas células presentan deposiciones de lignina anulares o escalariformes y células anexas de origen parenquimatoso. En sección transversal (figura 4.2B, *ct*) se confirma la existencia de células reactivas a la tinción con lignina que podrían ser compatibles con un tipo de células descritas por Benson (1910) que presentan citoplasma con gránulos pero carecen de núcleo y tienen paredes engrosadas (Fineran, 1979, 1985) a las que denominó floeotraqueidas y que según Fineran (1985) no incluye funciones floemáticas por lo que deberían nombrarse como “*elemento traqueario granífero*”.

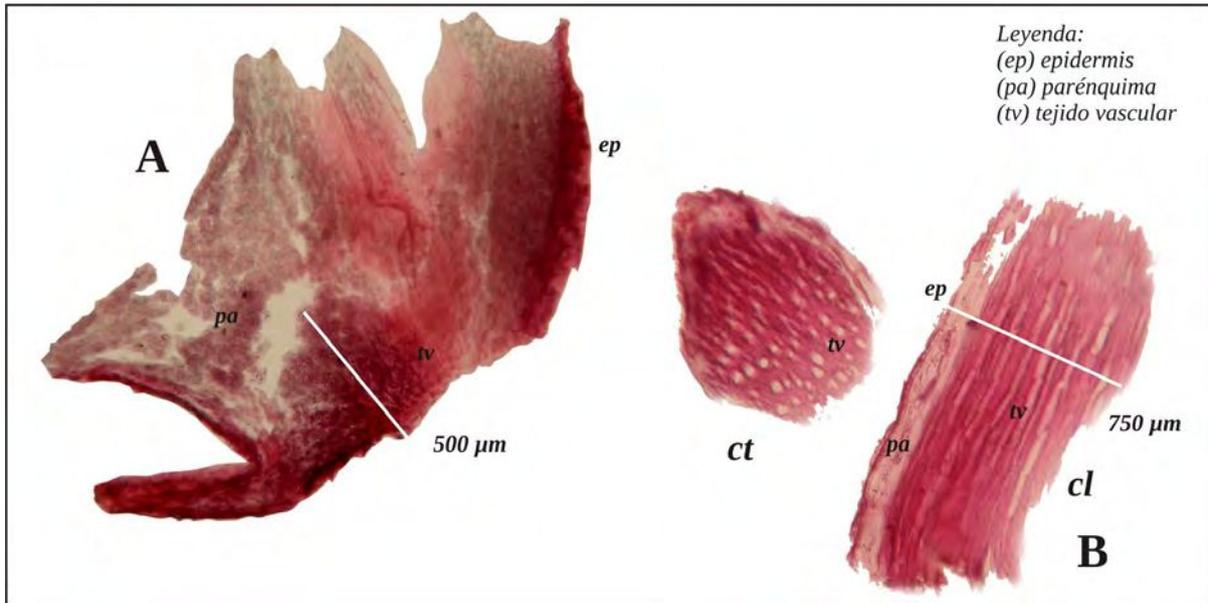


Figura 4.2 Haustorio. A) *Arjona pusilla*, O'Donnell 4058 (LIL) corte transversal; B) *Arjona tandilensis*, Forcone 38 (CORD); ct: corte transversal, cl: corte longitudinal.

Rizoma

El tallo subterráneo típico en el género es un rizoma rastrero, suberecto o erecto (figura 4.3), en ocasiones ramificado con la superficie rugosa, más o menos estriada y acanalada, y con catáfilas acloróticas que en ocasiones se extienden hacia la parte basal de los vástagos aéreos.



Figura 4.3 Detalle del rizoma en *Arjona*

El rizoma tiene una sección cilíndrica irregular con depresiones en su circunferencia (figura 4.4). En corte transversal se observa una epidermis monoestratificada (*ep*) de células alargadas protegidas por una cutícula (*cu*) más o menos gruesa. En posición subepidérmica se observa una hipodermis (*hp*) compuesta por varias capas de células isodiamétricas más o menos redondeadas de paredes primarias no engrosadas.

Bajo ésta existe una corteza parenquimatosa (*pa*) de células alargadas, irregulares, de paredes primarias levemente engrosadas que se conectan a través de los radios parenquimáticos con la médula parenquimatosa (*me*). Además se observan arcos de células muy pequeñas que probablemente puedan corresponderse con periciclo (*pe*) y que están asociadas a la producción de raíces laterales caulógenas.

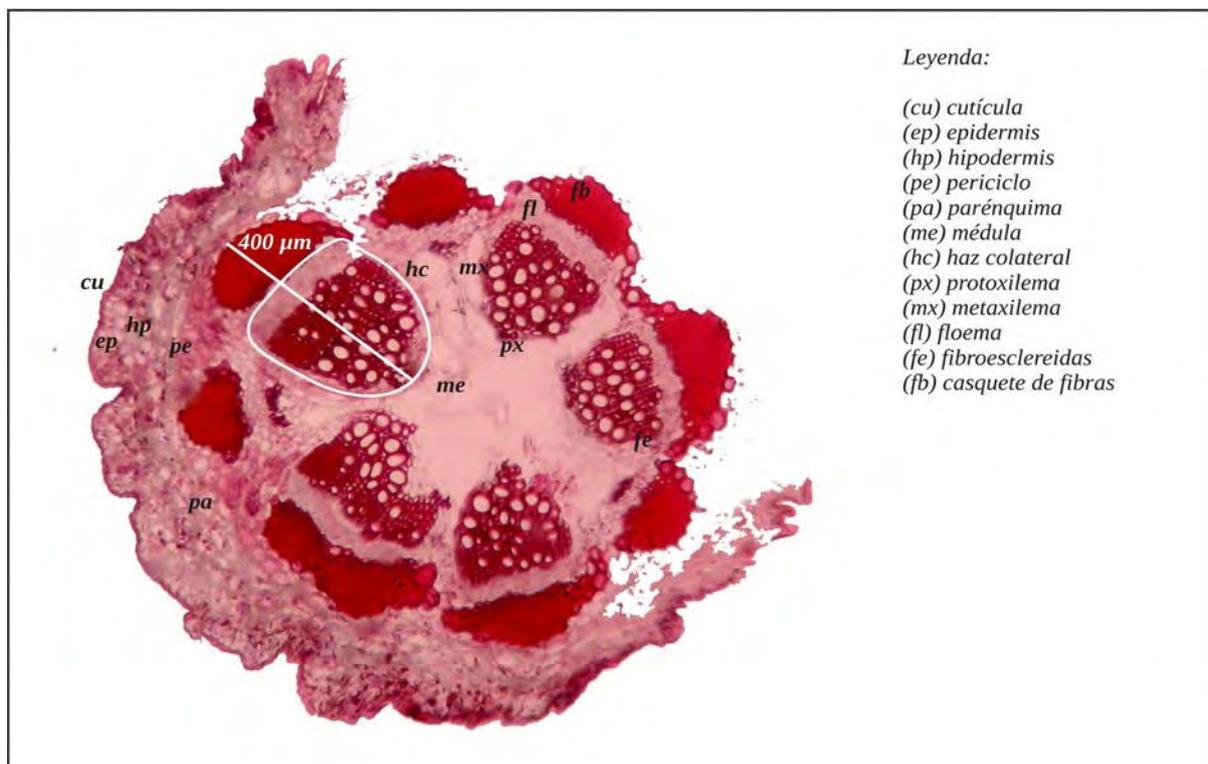


Figura 4.4 Rizoma. *Arjona chubutensis*, Dimitri 9592 (BA) corte transversal.

El cilindro vascular está compuesto por una eustela conformada por haces colaterales (*hc*). En el xilema se observan abundantes células metaxilemáticas (*mx*), con paredes de lignina engrosadas, angulosas en la cara exmedial y más o menos cilíndricas en la cara interna que

delimita el lumen celular y un protoxilema (*px*) que está restringido al vértice interno de cada haz vascular en contacto con la médula central.

Además, se observan células de parénquima y fibroesclereidas (*fe*) entre las células del metaxilema. No existen restos de procambium. El floema (*fl*), en el haz vascular, está dispuesto hacia la cara externa conformado un arco de células angostas sin que pueda distinguirse el protofloema del metafloema. Además, el haz vascular está flanqueado por un casquete de fibras (*fb*) muy denso con forma de medialuna constituido por células de paredes lignificadas muy engrosadas que ocupan prácticamente todo el lumen celular. En ejemplares más robustos se observa una eustela con un mayor número de haces vasculares, sin que existan otras particulares que resulten llamativas ni contribuyan a la diagnosis de las especies.

Tubérculos

La mayoría de las especies del género tienen tubérculos subterráneos que podrían asociarse con la acumulación de sustancias de reserva, aunque en muchas de ellas se observan incluso en ejemplares que presentan una floración avanzada. Por el contrario, en otras especies se desconocen los tubérculos. Esto podría deberse al hecho de que si las plantas son colectadas indebidamente se suele romper la parte subterránea permaneciendo éstos en el sustrato. Otra de las explicaciones podría relacionarse con el hecho de que los tubérculos suelen ser consumidos por la planta como parte del metabolismo asociado a la floración (Domínguez *et al.*, 2020).

En algunas especies los tubérculos se ubican en el extremo distal del rizoma (figura 4.5A,B) mientras que en otras se encuentran dispuestos perpendicularmente a éste (figura 4.5D).

Los tubérculos tienen diferentes formas. En algunas especies son esféricos o globosos (figura 4.5B), en otras más o menos elipsoidales y a menudo aguzados en su extremo (figura 4.5C), aunque este rasgo también varía entre individuos de una misma especie, mientras que en otras se presentan tubérculos alargados y marcadamente fusiformes (figura 4.5D).

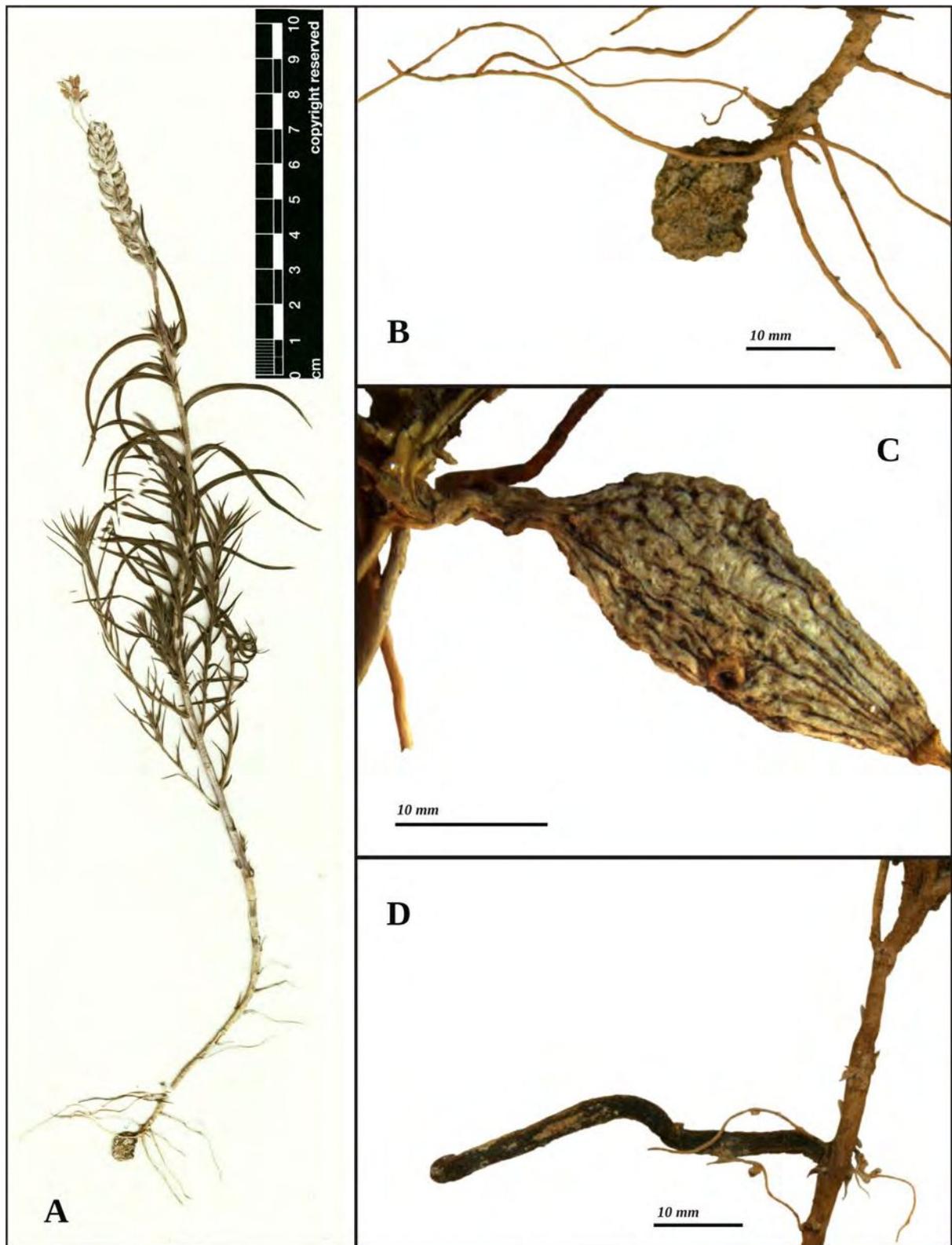


Figura 4.5 Morfología y disposición de los tubérculos. A) posición en la planta, B) tubérculo globoso, C) tubérculo fusiforme, D) tubérculo aguzado de posición lateral.

En sección transversal el tubérculo es cilíndrico (figura 4.6A) con bordes irregulares que presentan depresiones y protuberancias, probablemente como resultado de la fricción con el sustrato o de la deshidratación del material herborizado a pesar de que éstas se mantienen en el material hidratado. Los tubérculos presentan una epidermis (*ep*) a continuación de la cual se observa un tejido subepidérmico (*sep*) de células muy pequeñas y compactas de aspecto parenquimatoso de varias capas de espesor, abundante parénquima (*pa*) de reserva con células de paredes celulósicas finas (figura 4.6B) y haces vasculares (*hv*) que conforman la estela. Las células del parénquima contienen numerosos amiloplastos (*am*) compuestos en su interior (figura 4.6C).

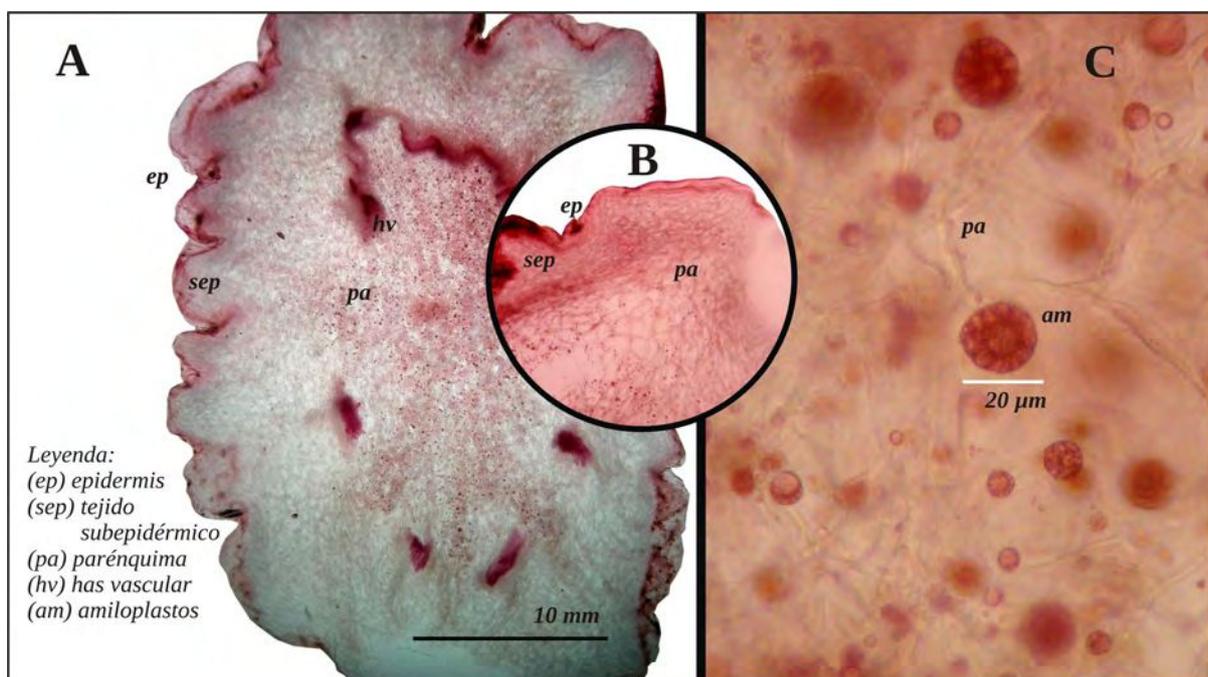


Figura 4.6 Tubérculo. *Arjona tuberosa*, Morrone *et al.*, 6170 (SI). A) sección transversal; B) detalle de parénquima en sección transversal; C) parénquima de reserva con amiloplastos compuestos.

Vástagos

El rizoma se continúa en un tallo aéreo o vástago que porta las hojas. En los rizomas erectos resulta difícil establecer el límite entre uno y otro (figura 4.7) lo cual se complejiza por la presencia de catáfilas acloróticas semejantes a las que se encuentran en el rizoma. En algunas especies los vástagos presentan una ramificación de apariencia monopodial que se caracteriza por la existencia de un eje principal que porta la yema apical sobre el que se disponen helicoidalmente las ramas laterales, aunque sin superar la altura del vástago (figura 4.7A),

mientras que en otras especies ese patrón no es tan obvio por el crecimiento simpodial evidente de las ramas laterales (figura 4.7B).



Figura 4.7 Porte de la planta. A) apariencia monopodial; B) apariencia simpodial.

En sección transversal (figura 4.8) se observa una epidermis monoestratificada (*ep*) con células sin espacios intercelulares protegidas por una cutícula (*cu*) exterior gruesa. Además existe colénquima (*co*) en posición subepidérmica que delimita una corteza parenquimatosa (*pa*) con células isodiamétricas. Además un anillo de células de esclerénquima (*es*) permite diferenciar la corteza, de la médula parenquimática.

El cilindro vascular es una eustela formada por haces vasculares abiertos con protoxilema (*px*) restringido al ángulo interno que limita con la médula (*me*) y metaxilema (*mx*) abundante hacia la periferia con células de conducción bien definidas que alternan con fibras de esclereidas de lumen muy reducido y el floema (*fl*) en posición exmedial sin que sea posible distinguir protofloema de metafloema. Los haces vasculares están coronados por un casquete de fibras (*fb*) prominente con paredes de lignina gruesas y lumen reducido que se localiza en la corteza por fuera del anillo que la delimita del cilindro vascular.

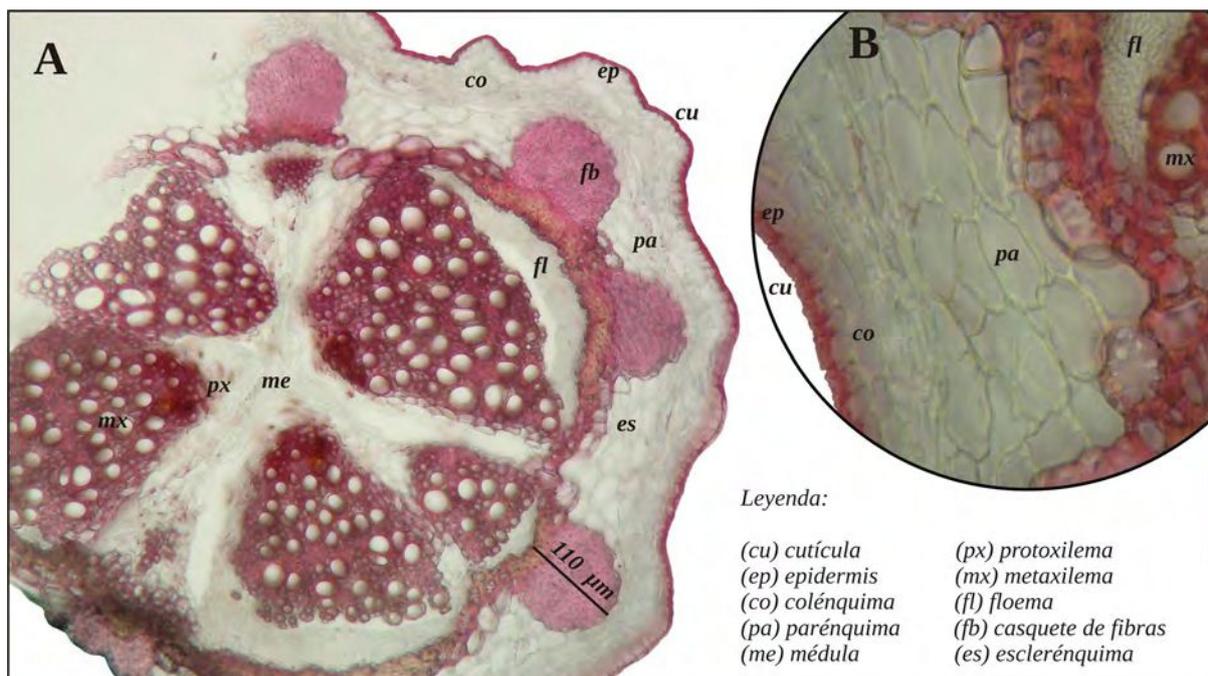


Figura 4.8 Vástago. *Arjona tuberosa*, Morrone *et al.*, 6170 (SI). A) sección transversal; B) detalle.

En algunas especies, es frecuente que las yemas que dieron origen a las hojas se activen dando origen a nuevas ramitas laterales (figura 4.9) de tal modo que las hojas persisten en su base, y resultan indistinguibles en forma y en tamaño de las hojas restantes.

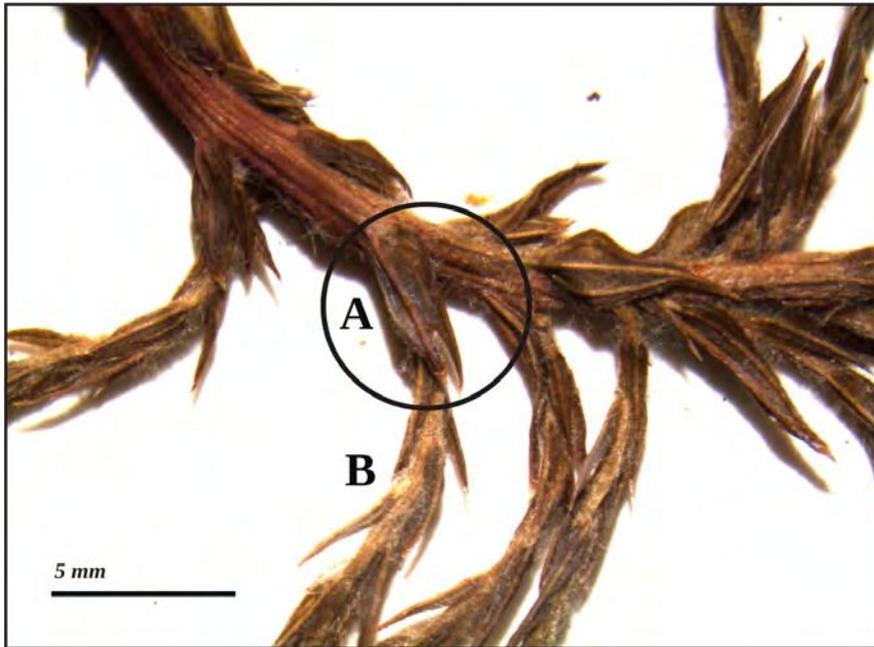


Figura 4.9 Disposición de las ramas laterales en relación al eje del vástago. A) ramas laterales saliendo de una yema axilar; B) rama lateral.

Otro de los caracteres que también contribuye al aspecto general de la planta es la disposición de las flores. En aquellas especies en las que es posible observar el patrón monopodial suelen encontrarse únicamente en el extremo apical del vástago (figura 4.7A), mientras que en otras, en las que es más evidente el aspecto simpodial pueden encontrarse también, en el ápice de las ramas laterales (figura 4.7B).

Este carácter reviste valor diagnóstico a pesar de que en algunas especies, donde existe un mosaico de caracteres, se han observado ejemplares intermedios que a pesar del porte monopodial presentan, de manera excepcional, algunas ramas floríferas.

Hojas

Las hojas en el género son simples, variadas en forma y textura. En todas las especies la filotaxis es alterna y helicoidal tanto en el vástago como en las ramas. En algunas especies existen entrenudos evidentes (figura 4.10A) que condicionan que éstas se encuentren distantes entre sí. En otras los entrenudos son algo más cortos aunque visibles (figura 4.10B) y las hojas son más o menos yuxtapuestas, mientras que en otras especies con entrenudos muy cortos las hojas son imbricadas e incluso semiamplexicaules (figura 4.10C).

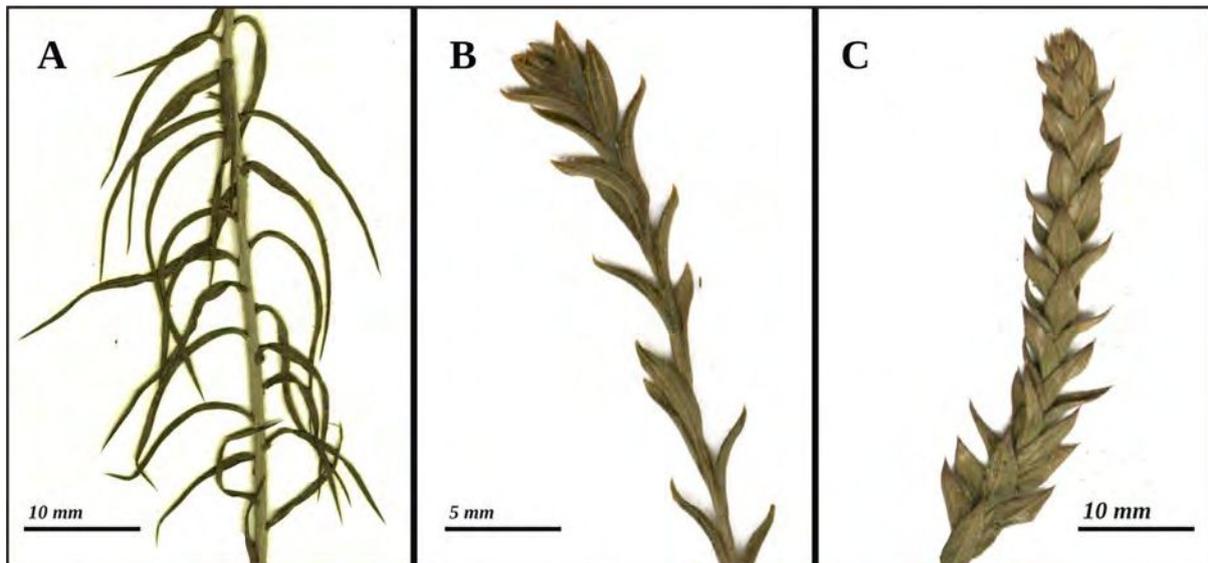


Figura 4.10 Relación entre los entrenudos y las hojas en relación a las ramas. A) hojas distantes entre sí; B) hojas con nudos más o menos distantes y yuxtapuestas; C) hojas imbricadas y semiamplexicaules.

Con respecto a la forma, se observan diversos patrones. En algunas especies las hojas son lineares con ápices romos y provistos de un breve apículo (figura 4.11A). En otras hojas, igualmente lineares, el ápice es agudo y termina en un mucrón usualmente hialino (figura 4.11B), en tanto que en otras especies se presentan hojas de lineares a estrechamente lanceoladas, agudas y atenuadas en el ápice, que terminan en un mucrón (figura 4.11C). También en el género se encuentran hojas de triangulares a deltoideas (figura 4.11D), lanceoladas (figura 4.11E), anchamente ovadas (figura 4.11F) e incluso algo oblanceoladas (figura 4.11G).

En su gran mayoría, las láminas tienen una textura coriácea o raras veces papirácea, mientras que el margen suele ser entero o levemente eroso, y en ocasiones algo revoluto. Todas las hojas son sésiles. La base de la hoja, en la mayoría de las especies, es levemente adnata al eje caulinar. En las hojas anchamente ovadas o cordiformes (figura 4.11F) es semiamplexicaule, mientras que en otras, la base puede estrecharse levemente (figura 4.11G).

Si bien en varias especies las hojas son planas, en otras son patentes e incluso en algunas el ápice es recurvado hacia el envés.

La venación, por su parte, sigue generalmente un patrón de tipo paralelinervio con un nervio central más o menos conspicuo y especialmente notorio en la cara abaxial, que alcanza el ápice de la hoja y que en ocasiones termina en un mucrón. Algunas especies presentan una única vena central prominente a simple vista que coincide con un patrón hifódromo (figura 4.11A) según la terminología de Hickey (1974). Sin embargo al observarse el material diafanizado es posible encontrar un par de venas laterales que pasa inadvertido a ojo desnudo o que sólo se insinúa en algunos ejemplares (figura 4.11D). El resto de las especies presentan 1-2 (a veces 3) pares de venas a ambos lados de la vena central.

En algunas hojas, las venas laterales conforman un patrón paralelódro (figura 4.11B, C) con venas que corren desde la base y se extienden por la lámina paralelas a la vena central y que, o bien convergen en el ápice de la hoja o se funden con el borde. En otro patrón de tipo campilódromo, las venas laterales nacen en la base aunque no necesariamente de un mismo punto y forman un arco a ambos lados de la vena media (figura 4.11D, E, F, G) que convergen en el ápice. En aquellos ejemplares en que existe más de un par de venas laterales éstas en su porción distal no suelen alcanzar el ápice sino que se fusionan con el borde de la lámina.

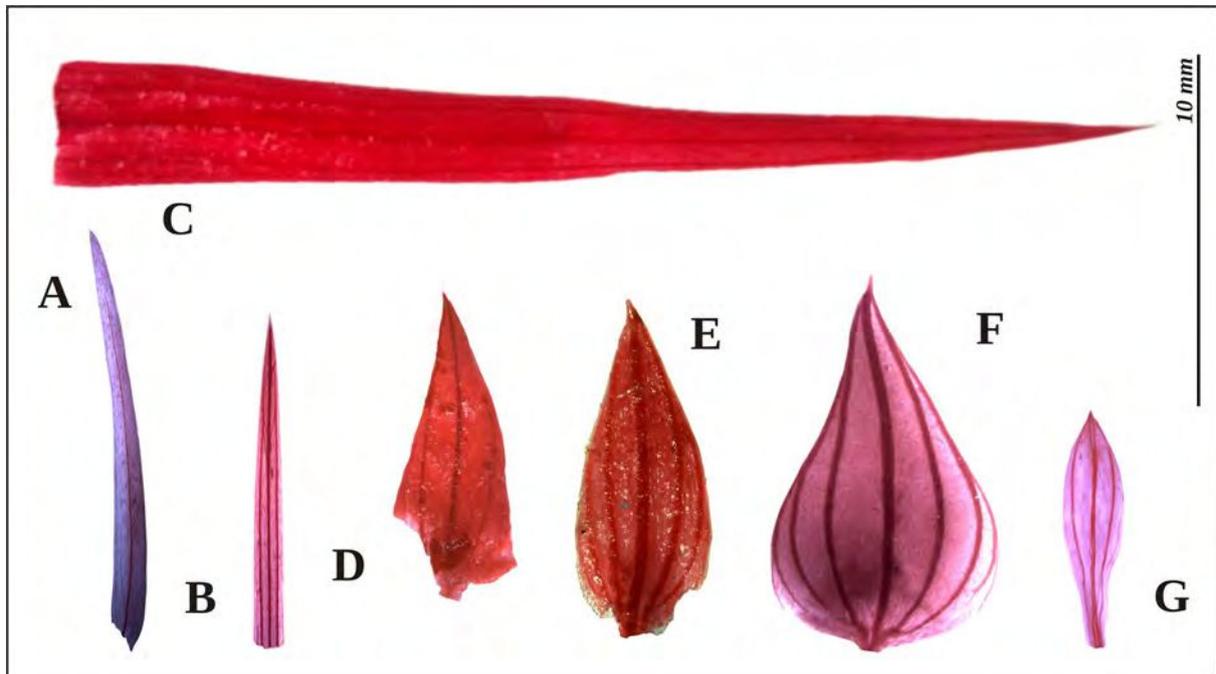


Figura 4.11 Patrones morfológicos de las hojas. A) linear y apiculada; B) linear y mucronulada; C) linear-lanceolada; D) triangular; E) lanceolada; F) anchamente ovada; G) oblanceolada con la base estrechada. Obsérvese el patrón de venación. A) hifódromo, B, C) paralelódro, E, F, G) campilódromo.

En algunas especies (figura 4.12A) la vena media (*vm*) tiene conexiones transversas (*vt*) con el par adyacente de venas laterales (*vl*), mientras que en otras (figura 4.13B) las venas laterales corren independientes de la media. En ambos patrones las venas laterales se bifurcan derivando en vénulas (*vn*) de orden menor que se anastomosan formando areolas imperfectas (*ar*) o incompletas que también se conectan a través de vénulas con otras venas y con la vena media.

La pubescencia varía de tal modo que es posible encontrar plantas con hojas glabras, glabrescentes, pubérulas, pubescentes e incluso tomentosas, con dos tipos de pelos, uno de ellos alargados (figura 4.12 *pe*) que adopta forma de “látigo” y el otro corto, cónico y semejantes a papilas o protuberancias (figura 4.12 *pp*).

Si bien el indumento contribuye a delimitar especies, en otras el carácter es variable encontrándose individuos glabros, glabrescentes o pubescentes en un misma especie. Esto podría asociarse a variaciones locales relacionadas con el tipo de clima.

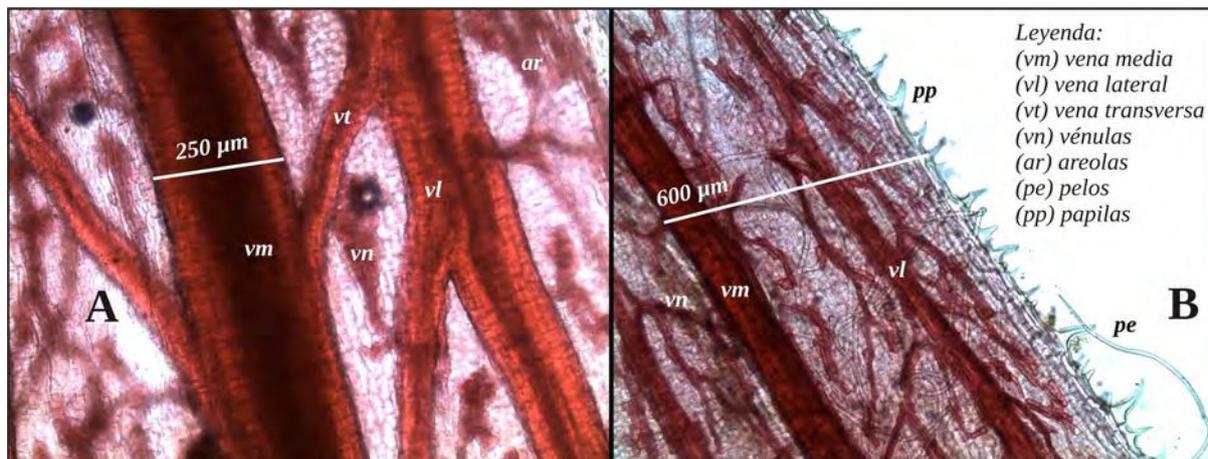


Figura 4.12 Patrón de venación de las láminas foliares y detalle de pubescencia. A) *Arjona chubutensis*, Dimitri 9592 (BA) venas laterales conectadas por una vena transversa. B) *Arjona tandilensis*, Forcone 38 (CORD) venas laterales inconexas respecto de la vena media.

En corte transversal (figura 4.13) se observa una epidermis (*ep*) de tipo monoestratificada con células más o menos tabulares sin espacios intercelulares y protegidas por una cutícula (*cu*) cuyo grosor pareciera estar asociado a las condiciones ambientales, siendo que aquellas especies de aspecto más xerófito tienen una capa más engrosada que las que ocurren en

ambientes menos extremos. Los estomas (*est*) son anomocíticos (figura 5.13C) en ambas caras de la hoja. En la cara abaxial los estomas se encuentran a nivel de la epidermis y presentan una cámara subestomática (*cse*) que lo conectan con los espacios intercelulares.

El mesófilo es homogéneo y formado en ambas caras de la hoja por un clorénquima (*cl*) de células alargadas en sentido anticlinal transverso, con forma de empalizada y abundantes cloroplastos. En la cara adaxial el clorénquima carece de espacios intercelulares, mientras que en la abaxial, las células, tienen una disposición más laxa. Los haces vasculares son colaterales y muy evidentes, especialmente el central (*vm*) o algunos laterales (*vl*) en aquellas especies con venación paralelinervia o campilódroma.

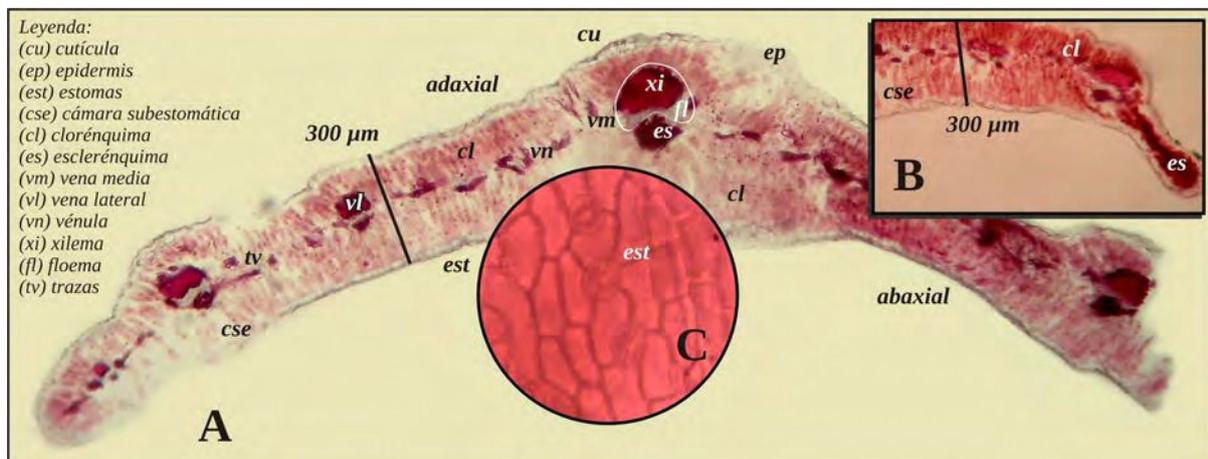


Figura 4.13 Hoja. *Arjona longifolia*, Hunziker *et al.* 23859 (CORD). A) mesófilo, sección transversal (4); B) detalle del borde de la hoja algo revuelto (10x); C) *Arjona ruscifolia*, Covas 126 (LP) detalle de epidermis (10x) vista en superficie.

En los haces vasculares se observa xilema (*xi*) y floema (*fl*) y éstos están circundados por abundante esclerénquima (*es*) formando casquetes que, por otra parte, son especialmente notorios en las venas principales, sobre todo en aquellas especies donde éstas son muy prominentes. El resto del mesófilo está atravesado por algunas trazas vasculares (*tv*) que probablemente se correspondan a venas de menor orden. En algunas especies con láminas de borde revuelto se observan concentraciones de esclerénquima en el extremo del mesófilo (figura 4.13B).

Inflorescencias

Las flores en todas las especies del género están agrupadas en inflorescencias de tipo racemoso que pueden ser plurifloras, con 10-20 flores o paucifloras con tan sólo 2 ó 3 (4) flores. Si bien las plurifloras, a simple vista, parecen corimbos debido a la longitud diferencial del tubo del perigonio y a la disposición de las flores en forma de abanico, las flores carecen de pedicelos resultando en una espiga corimbiforme (figura 4.14A). Las inflorescencias paucifloras (figura 4.14B), en cambio, constituyen espigas racemiformes porque algunas flores, en particular la terminal en algunos ejemplares, suelen ser brevemente pediceladas, aunque el pedicelo no siempre es factible de observar.

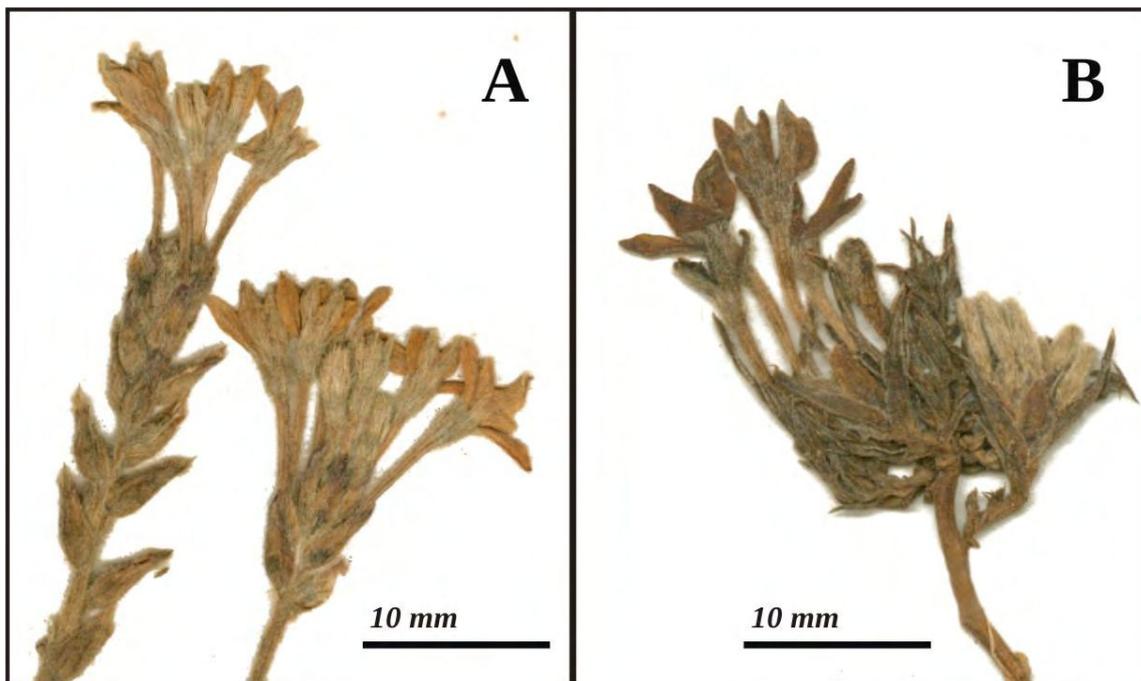


Figura 4.14 Inflorescencias en espigas corimbiformes. A) plurifloras; B) paucifloras

En las especies con inflorescencias plurifloras cuyas flores basales están fecundadas, la espiga resulta más marcada (figura 4.15) porque los frutos en desarrollo o ya desarrollados suelen quedar en la base de la inflorescencia siendo evidente la ausencia de pedicelo.

También es frecuente encontrar hojas en el vástago central que, en ocasiones, se extienden hasta la base de las inflorescencias y que usualmente no tienen una forma diferente al resto de las hojas de la planta, aunque sí suelen ser levemente mayores en tamaño. En algunas especies

existe un breve pedicelo entre la hoja más distal y la flor más basal de la inflorescencia, aunque el carácter no reviste valor diagnóstico.



Figura 4.15 Inflorescencia fructificada espiciforme.

Las flores se insertan de manera alterna en el raquis de la inflorescencia. En todas las especies las flores están protegidas por un sistema de brácteas que comprende una bráctea externa y dos bracteolas internas. Las brácteas suelen ovado-lanceoladas con el ápice mucronulado o acuminado (figura 4.16A), aunque en algunas especies es posible encontrar proyecciones apicales a modo de aristas.

Las brácteas suelen ser pubescentes (figura 4.16A) o glabrescentes en algunas especies (figura 4.16B). Cada bráctea cubre a dos bracteolas opuestas entre sí y dispuestas perpendicularmente a la bráctea. Ambas bracteolas son de menor tamaño que la bráctea externa (figura 4.16C), son más o menos ovadas, envolventes y superpuestas entre sí con las márgenes erosas o en ocasiones laciniadas en su porción distal y mayoritariamente glabras.



Figura 4.16 Sistema de brácteas y bracteolas. A) bráctea pubescente; B) bráctea glabra; C) bracteolas.

Flores

Las flores son monoperiantadas. El tratamiento de las clámides en *Arjona* constituye un tema ampliamente discutido en trabajos previos. Algunos autores sostienen que las dos bracteolas se corresponden con sépalos libres (Miers, 1878-1880) reconociendo entonces, la existencia de un perianto heteroclamídeo con una corola tubular, mientras que Skottsberg (1940) y Dawson (1944, 1967) interpretan a la corola como un perigonio. En esta tesis se considera a las bracteolas como estructuras homólogas a las brácteas de las flores y externas a la flor cumpliendo una función de protección, y por lo tanto se reconoce a las flores como monoperiantadas o monoclamídeas.

La corola es hipocrateriforme y está constituida por cinco piezas soldadas entre sí que conforman un tubo largo y estrecho terminado en un limbo patente formado por cinco lóbulos de color variable de blanquecino, liláceo o purpúreo.

La corola es pubescente o tomentosa en su cara externa (figura 4.17) y glabra en la interna con excepción de un mechón de tricomas amarillentos que se encuentran ubicados en la garganta del tubo por detrás de los estambres. Los lóbulos son más o menos oblongos, obtusos, romos o excepcionalmente apiculados en su ápice, siendo éste un carácter que no reviste valor diagnóstico por la variabilidad existente en los ejemplares consultados.

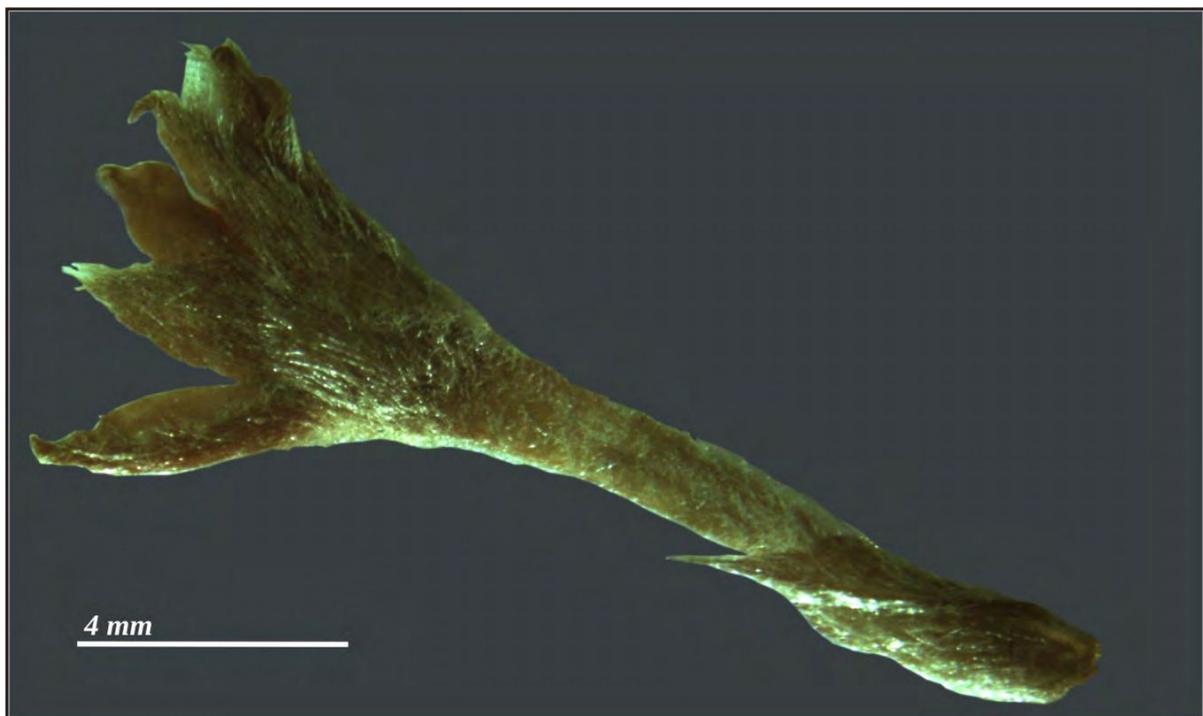


Figura 4.17 Estructura externa de la flor. Nótese el indumento y la bráctea en la base de la corola.

La epidermis (*ep*) de la corola presenta numerosos pelos bicelulares (*pe*) compuestos por una breve expansión basal o célula de articulación (*ca*) con el meristemoide que le da origen y una célula distal alargada que suele curvarse a modo de látigo. Además la venación (*ve*) es evidente en la corola y con el uso de iluminación de contraste es posible observar como las venas se bifurcan en la porción distal de los lóbulos y decurren libremente hacia el margen (figura 4.18).

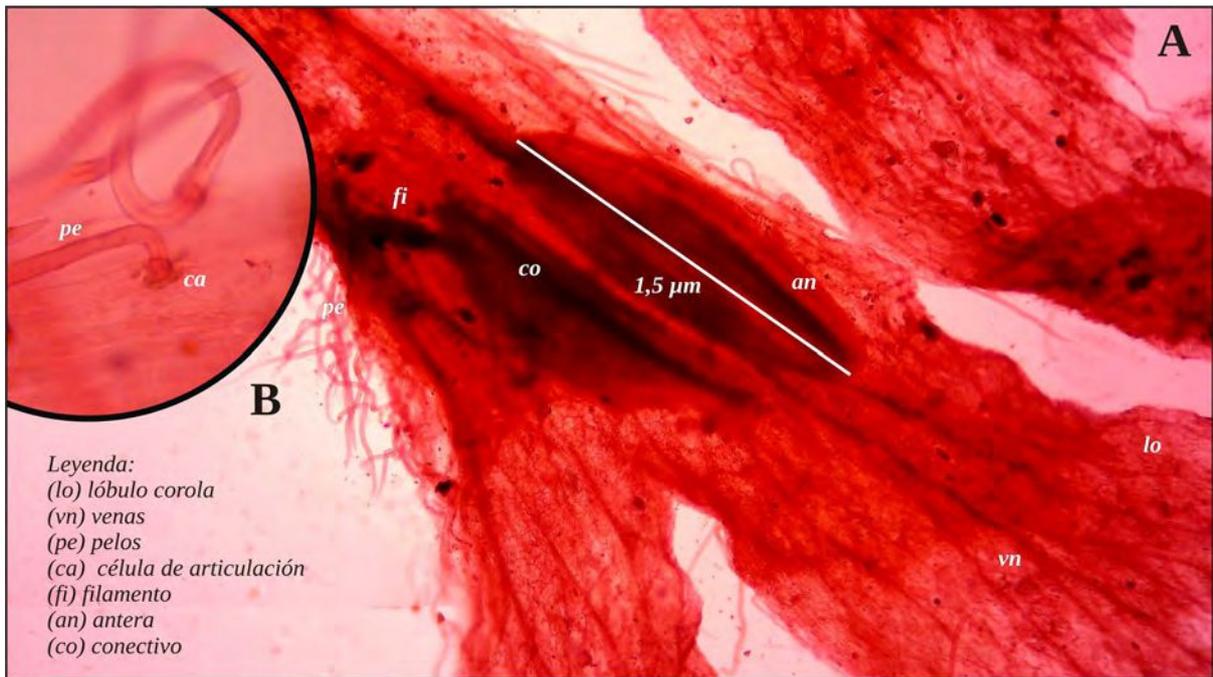


Figura 4.18 Flor. *Arjona pusilla*, O'Donell 4058 (LIL). A) corola y androceo. B) pelos de la corola.

Las flores son hermafroditas. El androceo está formado por cinco estambres epipétalos, levemente extrorsos (figura 4.19A) ubicados en la garganta de la corola.



Figura 4.19 Estructura del androceo. A) anteras en la garganta del tubo de la corola; B) detalle de la corola en la que se inserta el filamento. Nótese el mechón de tricomas en la zona en que se inserta el estambre; C) antera.

Los filamentos (*fi*) usualmente no superan 1mm de longitud y se insertan de la cara interna de la garganta del tubo, opuestos a los lóbulos (figura 4.19B), en tanto que las anteras (*an*) son

oblongas, dorsifijas, bitecas, con un conectivo (co) apenas perceptible (figura 4.18; 4.19C) con dehiscencia longitudinal.

El gineceo está compuesto por un ovario sincárpico en el que se observan tres lóculos en la base mientras que éstos conforman una única cavidad en su ápice (Nickrent *et al.*, 2010). La placentación es central con tres óvulos péndulos ubicados en el ápice de una columna central (Gay, 1849; Der y Nickrent, 2008), atégmicos (Nickrent *et al.*, 2010). El ovario se continúa en un estilo único largo y filiforme que remata en tres ramas estigmáticas más o menos globosas, breves y papilosas (figura 4.20).



Figura 4.20 Estructura del gineceo. A) flor con detalle del estigma a la altura del garganta de la corola; B) gineceo mostrando el ovario con la prolongación del estilo y el estigma; C) estigma con tres ramas estigmáticas.

La interpretación del gineceo en el género *Arjona* resulta controversial tanto por el número de carpelos que lo conforman como por la posición del ovario en relación al receptáculo. Si bien la presencia de tres ramas estigmáticas y de tres óvulos sugeriría la existencia de un gineceo tricarpelar que coinciden con los lóculos basales del ovario, el exocarpo del fruto, llamativamente, muestra cinco suturas, en consonancia con el número de pétalos y estambres que podría sugerir una tendencia a la reducción y concrecencia de un gineceo 5-carpelar a uno 3-carpelar.

En cuanto a la posición del ovario, la mayoría de los autores que han trabajado en el género han considerado al ovario de *Arjona* como ínfero. El tema también resulta controversial y ha sido discutido por diversos autores en relación a su origen evolutivo (de Candolle y de Candolle, 1844; Naudin, 1855; Decaisne, 1857; Van Tieghem, 1868; Ganong, 1901; Gregoire, 1931; Douglas, 1944, 1957). En los ejemplares consultados no resulta evidente la existencia de un receptáculo en el eje del raquis de la inflorescencia como se esperaría encontrar en un ovario ínfero típico, aunque sí existe una leve cicatriz cuando las flores se desprenden, a modo de depresión, que permitiría inferir el modo en que éstas se insertan. En esta tesis el ovario es considerado como ínfero sobre la base de la morfología del fruto.

Hacia la porción distal del ovario se observa un disco epigino que rodea la base del estilo y que está conformado por nectarios de forma más o menos globosa que resultan marcadamente evidentes en el fruto, coronando su ápice.

Con respecto a la longitud del estilo es posible encontrar especies con un rango tal de variación que se ha sugerido la posibilidad de heterostilia en el grupo (Skottsberg, 1940). Si bien la heterostilia no es un fenómeno frecuente en las angiospermas (Ganders, 1979), el rasgo fue reportado para Santalaceae *s.l.*, (Schulz, 1890) en el género *Thesium*. En esta tesis, se corrobora la heterostilia para el género *Arjona*, encontrando en una misma inflorescencia flores brevistilas, cuyo estilo no supera la altura de los estambres y por tanto los estigmas resultan introrsos y otras con flores longistilas, cuyos estilos extrorsos superan ampliamente la altura de las anteras y duplican en tamaño su longitud en relación al estilo de las flores brevistilas. No se han encontrado flores con estigmas a la altura de las anteras. No obstante, la longitud de los estilos no reviste relevancia en la delimitación de las especies.

El estilo (*es*) está algo dilatado en su ápice y termina en un estigma (*st*) trilobulado con papilas que le otorgan una apariencia esponjosa. Cada uno de los lóbulos del estigma convergen en el canal del estilo que los conecta con el ovario. Además es posible de identificar los haces vasculares (*hv*) correspondientes a cada uno (figura 4.21B).

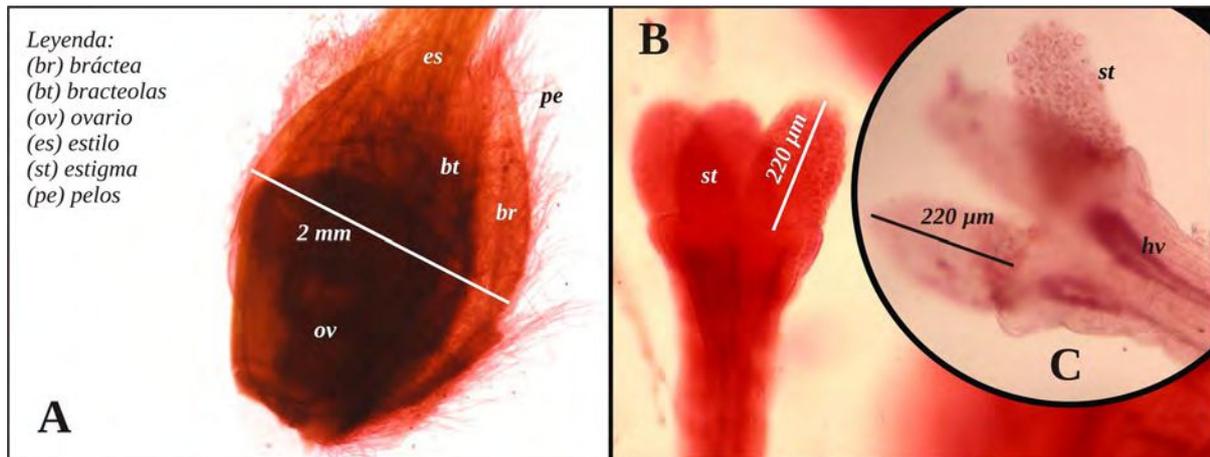


Figura 4.21 Gineceo. *Arjona longifolia*, Hunziker *et al.*, 23859 (CORD). A) ovario y brácteas (4x); B) estilo y estigma; C) detalle del estigma.

Polen

La morfología del polen en el orden Santalales es sumamente diversa a tal punto que resulta difícil describir patrones generalizados (Lobreau-Callen 1982). Esta es la razón por la que reviste valor taxonómico y, en consecuencia, constituye un dato relevante en interpretaciones filogenéticas. No obstante, el tipo polínico más común lo constituyen los granos triporados y tricolporados.

En trabajos publicados por Farabee (1988, 1991) sobre la asignación botánica de polen fósil, se describen a los granos de polen de *Arjona tuberosa* como amb triangulares, heteropares y sincolpados, con colpos fusionados en los polos y en los ángulos del grano. La estructura sería clavada, según el autor.

Erdtman (1952) describe el polen de *Arjona* como isopolar o heteropolar, triaperturado y oblato o prolato esferoidal. El autor observó que en las formas brevistilas de *A. longifolia* son heteropares y anguloaberturados, con aberturas fusionándose en varias partes con la estructura clavada. Sin embargo, Skottsberg (1940) menciona que la escultura es papilada para esta especie.

Los ejemplares de las especies examinadas en esta tesis bajo el microscopio óptico se corresponden únicamente con granos tricolpados. Con el máximo aumento posible que

permite la tecnología utilizada no ha sido posible reconocer patrón de esculturación alguna ni en vista proximal ni distal (figura 4.22).

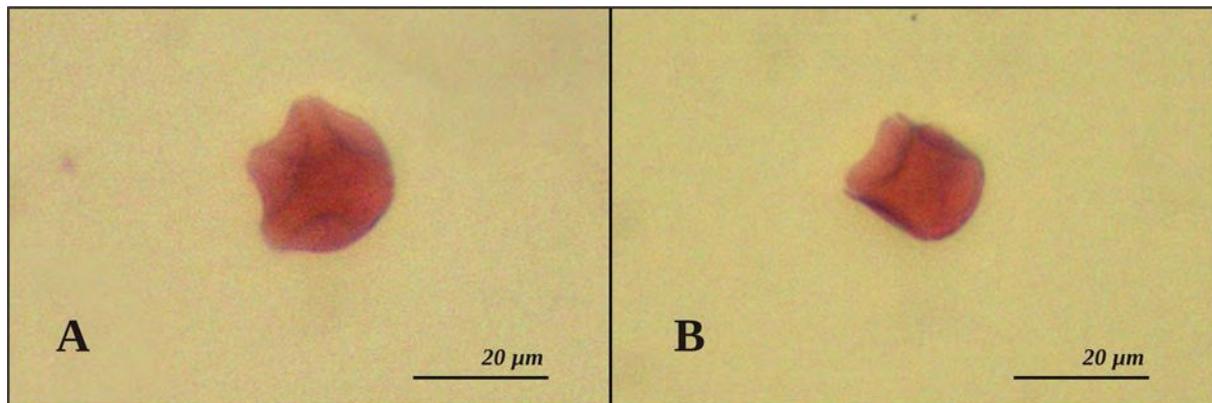


Figura 4.22 Polen. *Arjona chubutensis*, Dimitri 9592 (BA). A) vista proximal. B) vista distal.

A partir de las imágenes publicadas por Farabee (1988) y en particular de aquellas obtenidas al microscopio electrónico (Farabee, 1991), es posible describir el polen de *Arjona* como oblato, amb triangular y con extremos aguzados. Además es parasincolpado, con colpos que se unen en ambos polos.

En el polo distal se unen de manera simple y en el polo proximal se ramifican y fusionan. La escultura está caracterizada por la presencia de verrugas de distinto diámetro y altura. Cada una de las proyecciones que se observan se encuentran ensanchadas en la base, llegando a ser más o menos adnatas entre sí, convergiendo en una proyección ecuatorial en la que se fusionan (figura 4.23A).

En vista distal se presenta como una triada de forma anchamente triangular (figura 4.23B) con los extremos aguzados y romos que convergen en una laguna abpolar que delimita la zona de fusión en la cual se observan tres colpos bien definidos que se prolongan casi hasta el extremo del grano. Además, las comisuras de los colpos se observan bien definidas (figura 4.23B) en tanto que la esculturación resulta marcadamente verrucosa (figura 4.23C) aunque, hacia los polos, pareciera menos esculturada.

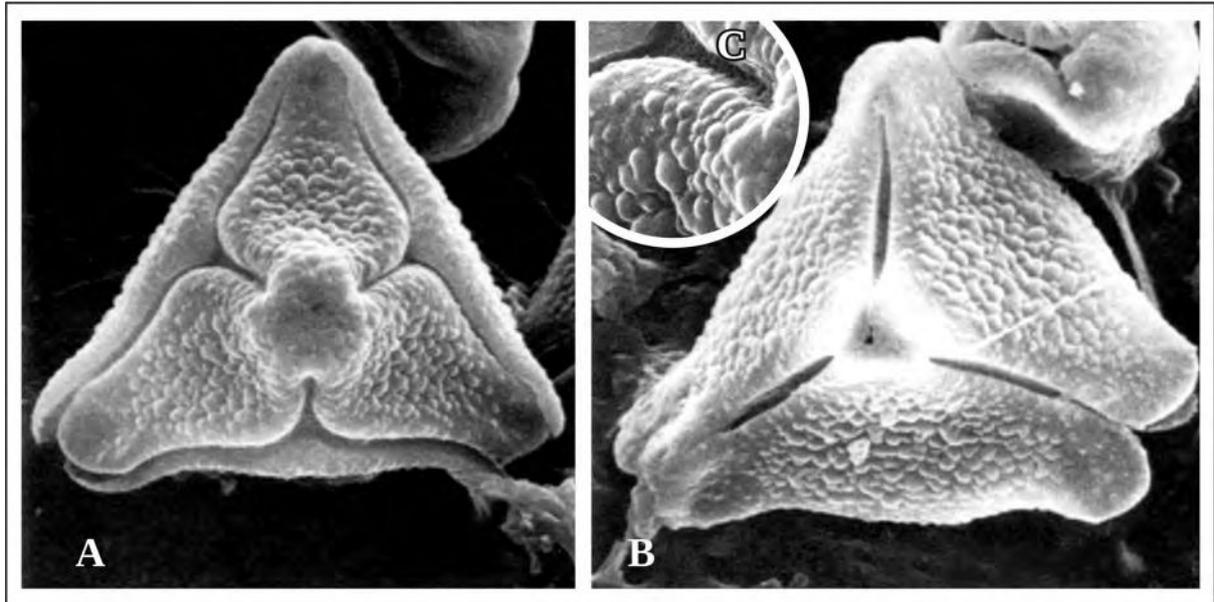


Figura 4.23 Polen de *Arjona tuberosa*. A) vista polar proximal 2000x, B) vista polar distal 2000x, esculpura y aperturas 6200x. Tomado de Farabee (1991).

Este patrón, no obstante, no parece ser único para el género. Si bien el grano resulta igualmente triangular, en otras especies se han descrito plegamientos y una exina menos esculpura (Farabee, 1991), con proyecciones verruculosas y cierta tendencia a ser algo más erosas o casi granulares. No existen estudios comparativos del polen del género utilizando microscopía electrónica de barrido por lo que se propone profundizar en su estudio incorporando una mayor diversidad de materiales.

Fruto

La referencia al fruto también resulta controversial y su definición para el género *Arjona* inevitablemente está ligada a la discusión existente en torno a las características del ovario. La ambigüedad ha acompañado el modo en que éste ha sido definido por los diferentes autores que han trabajado en el género, lo que además se manifiesta en el hecho de que incluso en algunos protólogos siquiera se explicitan o detallan.

Cavanilles (1797) al describir al género define al fruto como una baya globosa, glabra, bilocular e incluso enfatiza en la existencia de un cáliz dífilo que lo envuelve y que presuntamente se correspondería con las bracteolas.

De Candolle (1857) lo describe como un fruto monospermo, mientras que Gay (1849) se refiere a éste como una baya negruzca, lisa, indehiscente, monosperma y con perispermo abundante, en tanto Pilger (1930) también lo considera como carnosos y monospermo, describiéndolo como elipsoide y con el ápice truncado. Otros autores como Miers (1878-1880) y Macloskie (1905) lo definen como una nuez, lo que supone que es interpretado como un fruto seco proveniente de un ovario ínfero.

Más allá de las diferentes interpretaciones en relación a la naturaleza del fruto y al tipo de ovario del que proviene, y en consecuencia al modo en que se le nombra en las descripciones que figuran en las floras regionales y en el trabajo monográfico de Dawson (1944), en general se lo ha definido como un aquenio. No obstante, Richard (1808) considera que el término aquenio es empleado en sentido amplio cuando se trata de un fruto con un pericarpo leñoso proveniente de un ovario monocarpelar o pluricarpelar sincárpico, monospermo y con las semillas no soldada al pericarpo.

Por su parte, Font Quer (2020) define una nuez como un fruto variable que puede provenir indistintamente de un ovario ínfero o súpero y que está formado por un ovario unilocular y monospermo o por diferentes carpelos con varios rudimentos seminales, en cuyo caso éstos se atrofian quedando sólo uno que puede ser fecundado, resultando finalmente en un fruto monospermo.

La atrofia de los rudimentos seminales en *Arjona* podría ser un argumento en favor de considerar al fruto del género como nuez, lo que es coincidente con la manera en que se refieren él Nickrent *et al.* (2010) y Vidal-Russell (2019). Siguiendo estos criterios, y sobre la base del análisis anatómico realizado, en esta tesis se ha tomado la decisión de definirlo como nuez.

En todas las especies del género, entonces, el fruto es una nuez obovoide, monosperma, con un pericarpo de apariencia más o menos lignificada, de color pardo negruzco, lustroso, liso o sutilmente ruguloso -que podría corresponderse con el receptáculo-, y con suturas que son casi imperceptibles.

En el ápice se observa la marca de los cinco nectarios que coronan al ovario y una breve prolongación resultante de los restos de la base lignificada del estilo (figura 4.24A). Además es monospermo y la semilla, que presenta abundante endosperma, está conectada al pericarpo por un funículo evidente (figura 4.24C).

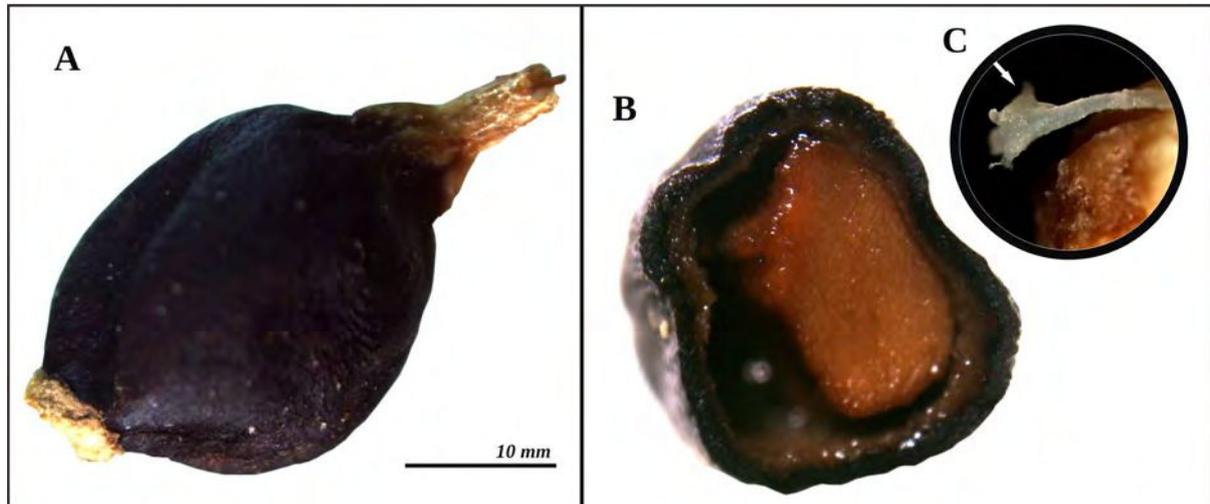


Figura 4.24 Fruto. A) aspecto externo con restos de nectarios y la base del estilo persistente en la parte superior; B) corte transversal donde se aprecia el pericarpo + receptáculo y única semilla; C) funículo.

Al observar el fruto en corte transversal (figura 4.25A) se observa el receptáculo (*rec*), un pericarpo (*pec*) que está formado por varias capas de células diferenciables entre sí (figura 4.25.B) y la semilla (*sem*).

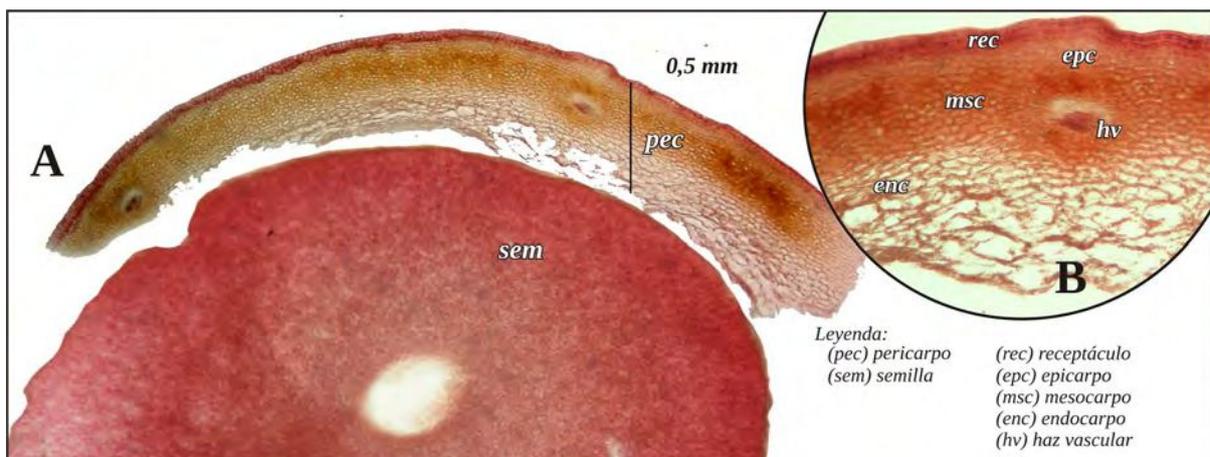


Figura 4.25 Fruto. A) *Arjona patagonica*, Dimitri 9592 (BA). A) corte transversal con pared del fruto y semilla con abundante endosperma. B) *Arjona ruscifolia*, detalle de los tejidos del fruto.

La capa de células más externa del fruto (figura 4.25B) se corresponde con el receptáculo (*rec*) y ésta se continúa con un epicarpo (*epc*), un mesocarpo (*mes*) poco desarrollado que está atravesado por haces vasculares (*hv*) y una capa más interna que se corresponde con el endocarpo (*enc*). Siendo que los óvulos en el género, y en gran parte del orden Santalales, son atégmicos la semilla carece de testa. Además está provista de un endosperma abundante.

Número cromosómico

En relación al número cromosómico Barlow (1983) ha postulado para Santalales, que un $x=12$ es considerado “primitivo”, en tanto otros números encontrados ($x=8$, $x=9$ y $X=11$) en géneros taxonómicamente relacionados pueden ser considerados como resultado de un proceso de reducción aneuploide. Pareciera, tal como supone Barlow (1983), que aquellos géneros de Santalaceae con el número de cromosomas base $x=12$ se encuentran distribuidos en América del Sur, Australia y Nueva Zelanda. No obstante, según Moore (1981) aun cuando reconoce para *Schoepfia* un $x=12$, define un $x=14$ para el género *Arjona*. Este número es también corroborado por Nickrent *et al.* (2010).

Marco teórico

En el trabajo taxonómico, comprender la “esencia” de aquello que puede definirse como especie y establecer los límites que permiten individualizarlas, constituye uno de los problemas más relevantes de la historia de la taxonomía de forma tal que éste se ha convertido en un nudo gordiano para la disciplina.

Si bien las discusiones entre nominalistas y realistas (Crisci, 1981) parecieran ancladas en el tiempo, el problema en torno a la identidad sigue constituyendo una encrucijada. Discernir si la especie representa a una entidad nominal, que sólo tiene existencia en el contexto de un sistema jerárquico, o si por el contrario, ésta constituye un conjunto de ejemplares que conforman una entidad real, más allá de su definición como categoría taxonómica, responde a un tema que resulta absolutamente pragmático en la actualidad (Llorente-Bousquets y Michán Aguirre, 2000) e impacta en la toma de decisiones, especialmente cuando la variabilidad expresada en el fenotipo de los ejemplares que conforman las colecciones biológicas es vasta y complejiza su delimitación.

A pesar de la importancia que reviste, desde el punto de vista epistemológico, la reflexión y la producción de conocimientos en torno a la praxis disciplinar, estos temas raramente son discutidos más allá de la relevancia que tienen en la historia de la taxonomía y en el modo en que las tradiciones disciplinares se van configurando y, en consecuencia, modelando la dinámica y las metodologías hacia el interior del campo. No se trata de aplicar un método de forma acrítica sino de considerar los fundamentos filosóficos, los supuestos y las premisas implícitas en ellos ya que los fundamentos teórico-metodológicos impactan, inevitablemente, en la toma de decisiones taxonómicas y por tanto en las propuestas clasificatorias. Las decisiones que se toman en relación al género *Arjona* y algunas discusiones que se introducen en los siguientes capítulos sobre la base de los resultados obtenidos, están atravesadas por estos debates y conforman el marco teórico de esta tesis.

El Arquetipo como referencia

Si bien las primeras referencias respecto de la especie remiten a posiciones fijistas que suponen la existencia de un arquetipo original que encarna la esencia de lo viviente, el modo en que este concepto ha ido cambiando resume la historia de los aportes a la biología evolutiva (Folguera y Marcos, 2013). Si bien estas discusiones han estado sesgadas por una perspectiva creacionista, e incluso metafísica, posteriormente han ido modificándose, incorporando la teleología aristotélica como resultado de una concatenación de causas conducentes a una “causa final” (Barahona y Torrens, 2018) en la que es posible encontrar la razón que sustenta la explicación de las modificaciones adaptativas de los seres vivos, y por tanto, de los cambios respecto de ese arquetipo original.

La disyuntiva abrega en la génesis del concepto de adaptación como explicación al origen de la diversidad biológica, abonando un “programa adaptacionista” (Caponi, 2011a) que a pesar de haberse instalado casi intuitivamente en el vocabulario de la biología, ha sido vastamente criticado (Gould y Lewontin, 1979; Ginnobili y Blanco, 2007) por la connotación teleológica que termina imprimiéndole a la evolución y, en consecuencia, a la lectura del “orden natural” que intentan reconstruir las clasificaciones sistemáticas y que, paradójicamente, pareciera contradictoria con la presunción de azar implícita en la evolución.

Si bien la discusión en torno al arquetipo como idea preconcebida alimenta un idealismo que hoy ha sido desterrado bajo los criterios de demarcación de la ciencia, la concepción tipológica ha sido arrastrada -aunque con nuevas connotaciones-, a las tradiciones y normativas que sustentan el trabajo taxonómico en la designación de un holotipo o de algunas de sus variantes. La definición taxonómica de especie que, finalmente, constituye el concepto hegemónico en los sistemas clasificatorios a pesar de la impronta que la comprensión moderna de la evolución ha introducido en la discusión del sentido biológico del concepto de especie (Caponi, 2016), queda anclada a las referencias arquetípicas (Caponi, 2011b), aun cuando éste sea considerada como un recurso formal.

El problema entonces de la inconmensurabilidad existente entre diversas perspectivas epistémicas ha trascendido la disputa en torno a la especie como concepto, instalándose -por otra parte- un debate respecto del modo de construir conocimiento científico. Estos debates

también han impactado en la taxonomía ante el hecho de que corrientes afines al racionalismo crítico, parecieran adjudicarse la capacidad de llegar a enunciados generales (generalizaciones teóricas) que son presentados como irrefutables -incluso en torno a la definición de especie. La historia de la disciplina da cuenta de que estas definiciones, enmarcadas bajo un binomio específico, resultan absolutamente perfectibles tal como indican las listas sinonímicas, por constituir decisiones mediadas por la subjetividad (Rodríguez, 2012).

Las lógicas inductivistas (Dávila-Newman, 2006) aún cuando sean presentadas desde el inductivismo sofisticado (García *et al.*, 2000), adolecen del mismo problema que el inductivismo ingenuo en relación a la imposibilidad de formular generalizaciones a partir de las singularidades observadas en los ejemplares consultados durante el trabajo taxonómico. En el intento de caracterizar a una especie, es inevitable incurrir en una suerte de tautología si se tiene en cuenta que la decisión sobre la pertenencia o no de un espécimen a una determinada categoría es tomada sobre la base de los mismos caracteres que la definen.

Según el inductivismo pareciera que si un conjunto de individuos resultan semejantes entre sí podrían ser considerados bajo una misma especie taxonómica. Sin embargo, la similitud no necesariamente constituye un criterio suficiente para definir especies. Por una parte porque algunas, en particular aquellas consideradas como crípticas no responden a este criterio, y por otra porque no siempre es posible consultar un número de ejemplares que garantice incluir todas las regularidades que puedan formar parte de la variabilidad implícita en la definición de los límites de una especie en particular.

Tampoco, el problema de los límites existentes entre una u otra especie es resuelto bajo la lógica deductiva porque la formulación de hipótesis a este nivel carece de sentido (Zavaro Pérez, 2017). Las hipótesis en sistemática no suelen [y no deberían] estar asociadas a la pregunta de si uno u otro individuo cumple con las condiciones -necesarias y suficientes- para pertenecer a un taxa en particular, sino en corroborar si un conjunto de individuos que son asignados a un binomio determinado -y que integran una categoría taxonómica superior, conjuntamente con otros taxa de idéntica categoría- comparten un mismo origen y, por lo tanto, están históricamente conectados.

Si esto fuera cierto, entonces los taxa que conforman esa categoría taxonómica (más allá del grado de inclusión y de la jerarquía que ocupe en el sistema clasificatorio) deberían compartir, al menos, algún carácter derivado, es decir, apomórfico, y este criterio sólo tiene sentido en tanto sea posible encontrar en el resto del conjunto de individuos que conforman las especies que integran el grupo otros estados homólogos del carácter y pueda establecerse -como condición necesaria- un estado plesiomórfico que permita inferir, con certeza, indicios de homología.

Esta distinción de homología respecto de los caracteres morfológicos en particular, no sólo forma parte de la metodología propia de la sistemática contemporánea, sino que constituye una suerte de reivindicación del debate acontecido en la academia francesa a mediados del siglo XIX en torno a la llamada analogía funcional y formal (Ochoa y Barahona, 2016), que es retomada posteriormente por Hennig (1966) como base de la sistemática filogenética.

Aún pudiendo verificar que todos los estados posibles de un carácter son el resultado de cambios estructurales acontecidos en un conjunto de individuos que forman parte de un mismo linaje y por tanto de su historia, la hipótesis respecto del origen común sólo es posible de verificar si esos caracteres constituyen sinapomorfías que permitan explicar y reconstruir el sentido histórico de esos cambios. La evidencia de que esos caracteres, a los que consideramos como novedades evolutivas, son compartidos por más de una especie nos remite nuevamente al nudo gordiano, es decir: a la dificultad para definir a la especie como categoría taxonómica y a poder determinar sin ambigüedad sus límites.

No obstante, el uso de caracteres morfológicos a lo largo de la historia de la disciplina ha sido una de las más importantes fuentes de información (Crisci, 1998; González Bueno, 1998; Aldhebiani, 2018; Crisci *et al.*, 2020) para la construcción de clasificaciones y la comprensión de la historia de la vida. A partir de éstos ha sido posible establecer criterios de demarcación que han permitido establecer convenciones en torno a los límites de esas categorías taxonómicas, entre las cuales, la más compleja, constituye la de especie por la connotación que le es inherente en términos epistemológicos y biológicos (Gutiérrez-Yurrita, 2001).

Si bien en muchos de los trabajos más recientes se recurre al uso de otro tipo de información, entre la cual los datos moleculares han ocupado la centralidad del campo disciplinar (Crisci *et al.*, 2019) por la relevancia que tienen en la reconstrucción de homologías profundas, los caracteres morfológicos siguen siendo importantes y en el mejor de los casos constituyen un punto de partida para establecer la identidad de aquellos individuos sobre los que pueda obtenerse una secuencia genética.

El uso de la morfología para definir categorías no es casual. En ella se expresa la información contenida en los genes, y si bien su expresión está mediada por la influencia del ambiente, tal como se define conceptualmente al fenotipo, la condición fenomenológica que le es inmanente permite inferir -no sin cierto grado de incertidumbre- los nexos filogenéticos que conectan a cada una de las entidades que son incluidas bajo una misma categoría taxonómica. Más allá de que, tal como sugiere Andrade (2006), el fenotipo carece de memoria evolutiva, es posible reconocer en los caracteres morfológicos evidencia de homología (de Luna y Mishler, 1996).

A pesar de que la necesidad de clasificar cuanto nos rodea se remonta a los albores del proceso de hominización y al origen de nuestra racionalidad en la construcción de sentido (Zavaro Pérez, 2018), la institucionalización de la taxonomía tiene origen en la antigua Grecia, y si bien las primeras clasificaciones constituyeron arreglos artificiales y absolutamente pragmáticos (Morrone, 2013), éstas han ido complejizándose progresivamente a tal punto que hoy constituyen sistemas capaces de reflejar no sólo relaciones naturales en las que es posible reconocer las similitudes compartidas, sino también inferir aquellos procesos históricos que conectan filogenéticamente a las categorías taxonómicas que la integran.

Establecer los límites entre éstas (especies, géneros y otras categorías de orden superior) sigue siendo uno de los problemas centrales de la biología evolutiva y es, en consecuencia, el valor diagnóstico de los caracteres, en el contexto en que éstos son utilizados, el que permite -en cierto modo- establecer las fronteras entre los taxa. Esto no es menor si se tiene en cuenta que son, precisamente, esos límites que les definen, quienes dan cuenta también de los cambios que han acontecido a lo largo de la evolución en cada uno de los grupos y de las especies que los integran.

En las premisas que sustentan la adquisición de esos caracteres, entendidos como novedades evolutivas (Frigotto, 2018), radica precisamente la clave para la comprensión de las tramas que subyacen en la relación existente entre cada una de las entidades. Estas relaciones conectan, en términos epistémicos, el concepto biológico de especie con la connotación que esa categoría reviste en el plano gnoseológico, y en ese mismo plano, con la discusión respecto de la existencia o no de las categorías de orden superior y de la posibilidad de transferir los criterios que definen a los taxa que estas categorías incluyen (Noriega *et al.*, 2015).

Son entonces los caracteres (morfológicos, anatómicos, e incluso los moleculares, a pesar de la complejidad que reviste su utilización) y en especial la combinación de éstos, los que permiten establecer límites entre las categorías taxonómicas como entidades discontinuas, y en consecuencia, el grado de inclusividad o de jerarquía existente entre las mismas. No obstante, no todos los caracteres son excluyentes, y en ese sentido, sólo aquellos que resultan diagnósticos en el marco de determinados grupos, permiten una delimitación inequívoca, aunque en muchos casos dependen del contexto en el que se utilicen.

De esta manera, la delimitación de cada una de las categorías taxonómicas que se reconocen y la asignación a éstas de uno u otro ejemplar, se sustenta sobre la base de aquellos caracteres que son considerados como atributos de clase, es decir, como rasgos adquiridos a lo largo de la historia evolutiva del grupo y que son corroborados en los ejemplares revisados, y utilizados como descriptores, para formular aquellas generalizaciones que permiten incluirlos bajo la misma categoría. Aun cuando resulte una obviedad la aclaración en torno a la imposibilidad de revisar todos los individuos que pudiesen pertenecer a cada una de estas clases, esa incertidumbre, que en el marco del inductivismo podría constituir un problema, queda saldado bajo la argumentación metodológica que constituye, entonces, a mi criterio, el fundamento de la praxis en la disciplina.

La Argumentación como fundamento y método

Entender a la argumentación como fundamento de la práctica del trabajo de investigación en la definición de los grupos taxonómicos, en particular de las especies que lo conforman,

constituye una posibilidad de quebrar la lógica circular del nudo gordiano. Toulmin (2007) introduce una estructura conceptual que es posible de adecuar a la disciplina, entendiendo entonces al argumento como nexo entre la evidencia empírica que aportan los ejemplares (individuos) sobre su pertenencia a una entidad determinada y las conclusiones a las que es posible arribar respecto de la existencia y constitución de esa categoría en particular como síntesis del problema gnoseológico que representa.

La argumentación, entonces opera como una solución bajo el contexto de justificación sin que requiera de la formulación de hipótesis. Para ello es necesario considerar como premisa que los materiales de la colección y los especímenes que es posible observar *in situ*, constituirían entidades con existencia real que deberían ser asignados a una especie en particular. El binomio nomenclatural, cuya existencia sólo remite al ámbito gnoseológico y aglutina a estos individuos, representaría, entonces, las diferentes interpretaciones de un concepto de especie que es necesario conciliar.

Profundizando en el tema, es oportuno remarcar que el dilema de tratar de establecer criterios de certeza sobre la identidad de una especie bajo parámetros de razonamiento inductivistas (Palomino Castro, 2019) no estaría atravesado por la necesidad de respetar un tamaño muestral en particular ni por la aplicación de métodos estadísticos en los que depositar una mayor certidumbre sobre su veracidad. Si bien la posibilidad de observar un importante número de ejemplares de diferentes localidades y coleccionados en diferentes épocas del año, constituye un aporte considerable al conocimiento en sistemática, no existe un parámetro que permita establecer cuál sería el número óptimo a considerar. Incluso, bajo determinadas circunstancias, un único ejemplar podría constituir una condición suficiente para describir una especie desconocida con anterioridad para los taxónomos.

En el contexto de justificación (Klimovsky, 1995) en que cobra sentido el conocimiento científico, es imprescindible establecer criterios de certeza sobre la generalización que implica adjudicar una identidad al conjunto de ejemplares revisados, y esto es posible a partir del aporte epistemológico de Pöpper (1968, 1972, 1983, 1985) que al reinterpretar el “problema de la inducción” establece criterios de demarcación según el principio de falsabilidad (Ortega Caro, 2019). Bajo este punto de vista, y adecuándolo a la praxis en sistemática, lo importante

no sería entonces encontrar “todos” los individuos que coinciden con los rasgos de una especie en particular, algo que resultaría absolutamente imposible, sino delimitar los atributos (caracteres) que definen su identidad de manera tal que todos aquellos individuos que no se adecúen al criterio de demarcación puedan ser excluidos de esa categoría.

Para ello, la argumentación debe operar como nexo entre la evidencia empírica (hallazgos) que permite definir a los individuos consultados en base a sus caracteres, y los enunciados teóricos que pueden ser formulados como conclusión de la pertenencia de éstos a una categoría determinada. Esta “arquitectura argumental” (figura 5.1), que vertebra la lógica de delimitación de las especies, incluye premisas, conclusiones, modalizadores, garantías, respaldos, objeciones y salvedades, que utilizadas como criterios de análisis, constituyen el marco teórico y el eje que ha vertebrado la lógica de trabajo en esta tesis en torno a la distinción de los taxa considerados bajo el género *Arjona*.

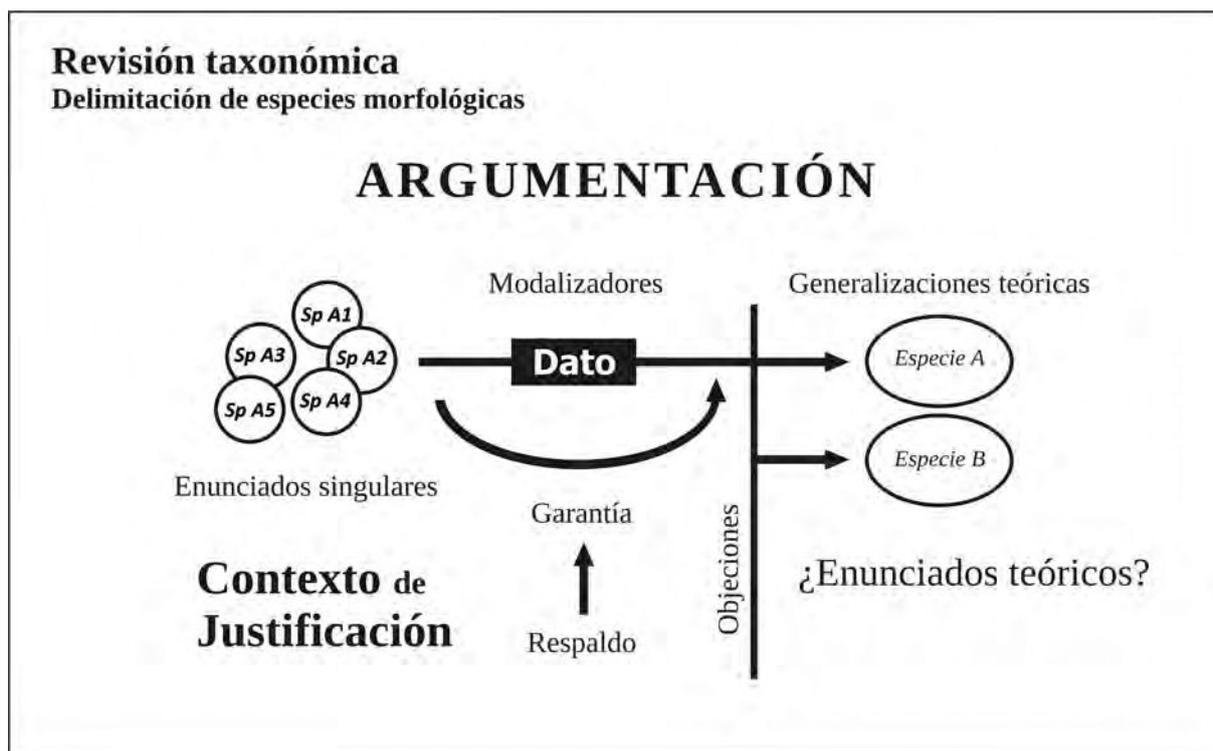


Figura 5.1 Modelo epistemológico de la argumentación en el trabajo taxonómico (Zavaro Pérez, 2017)

De esta manera la pertenencia de un conjunto de individuos a una determinada categoría (en este caso en particular es utilizado para definir a la especie) está atravesada por la distinción

entre los materiales de la colección (herborizados *o in situ*) que constituyen el objeto de estudio, es decir, las entidades de hecho con existencia real, y el binomio nomenclatural que podría asociarse a ese conjunto de individuos. Dos enfoques diferentes del concepto de especie que es necesario conciliar.

Esta situación, obviamente se encuadra en un campo de conocimiento disciplinar donde resulta fundamental el marco teórico pre-existente (posiblemente asociado a algunos de los sistemas clasificatorios aceptados), las herramientas metodológicas propias del trabajo taxonómico con un universo conceptual y semántico propio y, por supuesto, la inevitable subjetividad implícita en la toma de decisiones a partir de la evidencia empírica que nos sitúa en el marco de una ciencia constructivista (Díaz Soto, 2018) e intersubjetiva que dista, en su concepción, de las viejas referencias del positivismo lógico.

Las decisiones taxonómicas que son tomadas entonces en la revisión del grupo, siguiendo esta lógica, se basan en **premisas** que constituyen los atributos de clase que definen a una especie en particular, es decir el conjunto de caracteres por el que es posible distinguir a los individuos que la integran de otro conjunto de individuos que configuran una especie diferente.

Entender a los caracteres como premisas para la definición de la especie morfológica, es reconocer su relevancia como criterio de demarcación. Teniendo en cuenta que no todos los individuos son idénticos entre sí y que esta variabilidad, que forma parte de la norma de reacción de la especie biológica, se expresa fenotípicamente en una enorme diversidad de ejemplares, este rango de dispersión es entendido como **modalizadores** entre la evidencia o “dato” y las regularidades que distinguen a la especie. Ahora bien, ¿cómo fundamentar la decisión de que determinados ejemplares puedan ser asociados a un nombre en particular y no a otro?

Si los **límites** establecidos para la clase como atributos excluyentes constituyen una combinación particular de caracteres devenidos en caracteres diagnósticos, entonces la única garantía posible de éstos serían los mismos caracteres, lo que implica que aquellos individuos

que conforman una determinada especie deberían poder ser identificados únicamente por una combinación particular y excluyente de atributos y no por otra.

Entendido de esta manera, pareciera que este razonamiento es susceptible de incurrir en una tautología argumental que vuelva falaz al razonamiento y al método en sí mismo y por lo tanto irrelevante, por lo que es preciso recurrir, entonces, a la utilización de **garantías** para saldar esta encrucijada. Bajo la lógica de la praxis taxonómica, podría emplearse como criterio de garantía la descripción original que, en última instancia, constituye la combinación que -según el criterio del autor de la especie- define terminantemente al binomio, aunque no es menor la consideración que la mayoría de las descripciones originales o diagnósticas a las que es imperioso recurrir, suelen ser sumamente escuetas, y en muchos casos los adjetivos que se utilizan resultan ambiguos, al menos en aquellas especies descritas hace algunas centurias. Es por ello que si bien el recurso de la descripción original constituye una garantía en términos argumentales, y por tanto una condición necesaria para el establecimiento indubitable de la identidad, ésta resulta insuficiente.

Siguiendo el esquema de Toulmin (2007) es necesario recurrir a un **respaldo** de esta garantía que constituya en sí mismo una suerte de “garantía de la garantía original”, es decir una garantía de la descripción original. Esta nueva garantía o respaldo inevitablemente recaería en el material tipo que, siendo designado directamente por el autor (holotipo o isotipos) debería constituir una manera concreta de interpretar aquello que en palabras muchas veces resulta confuso. El material tipo, además constituye un recorte de lo que en términos fácticos representaría la construcción arquetípica del conjunto de individuos que integran la especie. De esta manera, el material tipo se convierte en una entidad de hecho que representa el nexo entre el ámbito óptico y el gnoseológico respecto de la identidad de una especie determinada.

Queda no obstante pendiente definir, en este marco, los conceptos de **salvedades** y de **objeciones**. En este sentido, las **salvedades** representarían las excepciones en relación a esa combinación de caracteres que, presentes en ciertos individuos, constituyen variaciones que no obstante, quedarían incluidas bajo esa denominación particular por ser entendidas como parte la norma de reacción de la especie biológica. Las **objeciones**, por su parte, deberían entenderse como aquellos casos singulares que deberían ser excluidos de la clase en cuestión

(especie) por no ajustarse a los criterios de inclusión a los que remiten las garantías y respaldos, y que podrían corresponderse con una nueva categoría que es definida por una combinación diferente de atributos.

En el caso de convalidar la existencia de una nueva entidad, sería necesario, entonces, aportar garantías y respaldos como complemento de su validación. Es interesante, no obstante, señalar que en la propuesta de nuevas garantías subyace una lógica inductiva que en relación a la evidencia no invalida la dinámica argumental que se propone como metodología de la praxis en sistemática.

A pesar de desestimar entonces la necesidad de una hipótesis previa como condición necesaria para una revisión taxonómica en el trabajo sistemático -algo que es usual en estudios descriptivos (Hernández Sampieri *et al.*, 1997)-, la argumentación constituye el nexo epistemológico entre la evidencia o los materiales de la colección y la definición taxonómica de cada una de las clases que éstos integran. En capítulos posteriores, se profundizarán en aquellas causas explicativas que permiten sostener estas decisiones taxonómicas en atención a los indicios de carácter biológico en los que estas decisiones arraigan.

Taxonomía

La argumentación lógica como sustento epistemológico de la praxis taxonómica constituye, tal como se discutió en el capítulo anterior, el *corpus* teórico que vertebra la definición de las especies morfológicas en esta tesis. Son los rasgos de la morfología del conjunto de individuos que han sido asignados a un binomio en particular quienes operan como límites en la definición y caracterización de las especies. Y son esos mismos límites los que contribuyen a explicar la estructura jerárquica que esas entidades conforman y que no sólo se basa en la similitud morfológica, sino también en la historia que esos límites expresan y que permitirían, *a posteriori*, validarla como hipótesis de la evolución que se expresa en la taxonomía.

En este capítulo se sostiene que el género *Arjona* está conformado por ocho especies de las cuales, en dos de ellas, se han establecido variedades que constituyen indicios de la ocurrencia de ciertos procesos de divergencia evolutiva localizados que podrían estar aconteciendo en las áreas donde distribuyen esos especímenes. Aun cuando la concepción de especie que configura esta estructura taxonómica está basada en la variabilidad contenida en los patrones morfológicos descritos en el capítulo destinado a la morfología y anatomía, y que acá son utilizados como límites para la diagnosis de cada uno de los taxa, las relaciones entre estas especies será analizada, como hipótesis, en capítulos posteriores donde se utilizan marcos teóricos y metodologías propias del feneticismo y de la sistemática filogenética.

Materiales y Métodos

En la delimitación de las especies se revisaron 604 ejemplares pertenecientes al género *Arjona* provenientes de las colecciones de herbario más importantes del país y de ejemplares depositados en algunos de las más relevantes instituciones de América del Sur, de América del Norte y de Europa. En ese sentido se consultaron las colecciones del Herbario del Museo de La Plata (LP), que incluye la colección de Dr. Carlos Spegazzini (LPS); del Herbario del Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia (BA); el Herbario del Instituto

de Botánica Darwinion (SI); el Herbario del Instituto de Botánica del Nordeste en la provincia de Corrientes (CTES); el Herbario del Instituto Argentino de Investigaciones de las Zonas Áridas que incluye la colección del Dr. Adrián Ruíz Leal (MERL); el Herbario del Museo de Botánico de Córdoba (CORD); el Herbario Fanerogámico de la Fundación Miguel Lillo (LIL) y el herbario del Centro Austral de Investigaciones Científicas (CADIC) que entre todos comprenden la mayor diversidad de plantas representadas en la flora argentina. Asimismo se realizó una estancia de trabajo en el Herbario del Museo Nacional de Historia Natural de Santiago de Chile (SGO) y en el Herbario del Departamento de Botánica de Universidad de Concepción (CONC) donde, además se pudo revisar la colección de materiales de Philippi.

También se consultaron ejemplares y/o imágenes digitales de alta resolución provenientes de los siguientes herbarios: Herbarium of the Royal Botanical Gardens (K), de la ciudad de Kew y el Royal Botanic Garden Edinburgh (E) de la ciudad de Edimburgo, Escocia en el Reino Unido; el Swedish Museum of Natural History (S) de Estocolmo; el Botanischer Garten und Botanisches Museum Berlin, Zentraleinrichtung der Freien Universität Berlin (B) en la ciudad de Berlín; el Herbario de Martin-Luther-Universität en la ciudad de Halle (HAL) y el herbario HBG de la University of Hamburg en Hamburgo, Alemania, así como el Herbario del Muséum National d'Histoire Naturelle (P), en la ciudad de París, Francia.

Además se realizaron viajes de campo a diferentes localidades que comprenden las provincias de Buenos Aires (Tandil), el sistema de alta montaña de San Juan, la provincia de Mendoza (Uspallata, Puente del Inca, Aconcagua, Las Cuevas, entre otras) y la provincia de Tierra del Fuego e Islas del Atlántico Sur en Argentina.

Los ejemplares fueron examinados bajo lupa estereoscópica y en aquellos casos en que se justifica se diseccionaron con el propósito de revisar alguna estructura en particular. Se enfatizó en el análisis de los caracteres morfológicos, tanto vegetativos como reproductivos, aunque cuidando de preservarlos por el valor que estos ejemplares tienen desde el punto de vista patrimonial.

Como complemento del trabajo se consultaron los protólogos de cada uno de los taxa descritos bajo el género, se corroboró la validez de cada una de las publicaciones y se

revisaron aquellas obras en las cuales estos taxa han sido incluidos bajo diferentes tratamientos. Para ello se consultó tanto el repositorio de la Biodiversity Heritage Library (BHL) como las plataformas Trópicos, desarrollada por el Missouri Botanical Garden, e IPNI (International Plant Names Index) bajo la curatoría del Royal Botanical Garden (K). En este sentido, además de definir la validez de cada uno de los taxa desde el punto de vista taxonómico, se corroboró si los nombres adjudicados a cada especie, además de ser correctos, fueran válidamente publicados en atención a la normativa de la últimas versiones del Código Internacional de Nomenclatura Botánica (McNeill *et al.*, 2012; Turland *et al.*, 2018).

Se consultó la totalidad de los materiales tipos sugeridos para las especies descritas, más allá de que en la actualidad éstas puedan o no integrar la lista sinonímica del género. En aquellos casos en que fue posible revisar las colecciones originales, los ejemplares se fotografiaron con el máximo de aumento y detalle posible, mientras que en los casos en que no fue posible consultarlas directamente, se obtuvieron imágenes digitales de alta resolución que permitió observar los caracteres diagnósticos y corroborar las definiciones consignadas en las descripciones originales formuladas por sus autores en el protólogo de cada especie.

El proceso incluyó también la definición de la validez de la publicación, la posibilidad de analizar críticamente la sinonimia en cada uno de los casos, a pesar de que en principio se obviaron las consideraciones parciales de los autores respecto de cada una, y finalmente se designaron lectotipos y neotipos en aquellos casos en que no fueron designados holotipos o en los que no quedaba claro la voluntad del autor, utilizando en caso de que fuera posible para su designación a algunos de los materiales que figuraban como sintipos al ser citados con igual jerarquía en el protólogo.

Una vez definidas las especies, utilizando como marco teórico la adecuación metodológica de la teoría de la argumentación de Toulmin (Zavaro Pérez, 2017), se realizaron descripciones exhaustivas para cada taxón. Éstas fueron complementadas con breves diagnósis que permitieran diferenciarlas -en atención a los límites propuestos para cada una de ellas- de aquellas especies que morfológicamente resultaran más cercanas, recopilando -de las etiquetas provistas en el material-, toda la información relacionada con las localidades de procedencia, colectores y las fechas de recolección como una manera de establecer rangos aproximados

para analizar la fenología de cada una. Complementando el trabajo taxonómico se confeccionaron mapas de distribución y el listado exhaustivo de la *exsiccata*.

En aquellos casos en que se consideró la existencia de nuevos taxa para la ciencia se realizaron las descripciones correspondientes en idioma inglés tal como prevé el código de nomenclatura vigente (Turland *et al.*, 2018) y se fundamentaron las decisiones teniendo en cuenta el marco teórico que justifica esas designaciones y la categoría taxonómica que les fue asignada. No obstante, es relevante señalar que la descripción de esos taxa en este documento no constituye una publicación efectiva. Finalmente se realizó una clave dicotómica para la determinación de los ejemplares.

Tratamiento Taxonómico

Arjona Cav. Icones et Descriptiones Plantarum 4: 57, t. 383. 1799.

tipo: *Arjona tuberosa* Cav.

Hierbas rizomatosas, perennes, erguidas, gráciles, ramosas o más o menos fruticulosas, en ocasiones robustas. Rizomas rastreros o suberectos, ramificados, con tubérculos ovoides, algo aguzados en su extremo o fusiformes y alargados, perpendiculares al rizoma o prolongándose en su extremo; raíces caulógenas, provistas de haustorios recurvos en su ápice y con una protuberancia callosa a modo de collar que la circunda en su base, con catáfilas de ovadas a ovado-lanceoladas, obtusas o romas en el ápice, escariosas, glabras. Vástagos ramificados, estriados, angulosos, provistos de hojas que alcanzan o no su ápice y rematan en una inflorescencia. Ramas laterales alternas, helicoidales, ascendentes o rara vez procumbentes, algo aparasoladas o de aspecto más o menos aracnoideo, usualmente sin alcanzar la altura del eje central, dando la apariencia de un candelabro como resultado de un crecimiento de tipo monopodial o con crecimiento simpodial que le otorgan un aspecto más o menos fruticuloso, de glabras a pubescentes, estériles o en ocasiones floríferas con una inflorescencia apical. Hojas simples, enteras, alternas, helicoidales, sésiles, adnatas a las ramas o en ocasiones semiamplexicaules, distantes entre sí, yuxtapuestas o imbricadas, de linear, linear-oblongas o linear-lanceoladas hasta levemente oblanceoladas, ovadas, anchamente ovadas o en ocasiones

deltoideas, paralelas al tallo o patentes, papiráceas, coriáceas o en ocasiones algo crasas, planas o con el margen revoluto, glabras, hirsutas o pubérulas, a menudo con papilas epidérmicas en el margen o sobre la cara adaxial, agudas, acuminadas o en ocasiones atenuadas hacia el ápice, a menudo mucronuladas, inermes o terminando en mucrón pungente, amarillento o algo más oscuro, hifódromas con la vena central solo evidente o campilódromas con 3-5 (7) venas visibles y prominentes, paralelas entre sí en la base y a menudo curvinervias y convergentes hacia el ápice, con el par más externo inconspicuo sin alcanzar el ápice de la hoja o fusionándose con el margen de ésta; las hojas basales en las ramas laterales a menudo portando ramitas jóvenes en sus axilas. Flores terminales en el vástago central o en el ápice de las ramas laterales, agrupadas en espigas brevemente pedunculadas o sentadas, corimbiformes y plurifloras con 8-15 (22) flores o racemiformes y paucifloras con hasta 3-4 flores de las cuales sólo la distal es brevemente pedicelada, el raquis de la inflorescencia pubescente o tomentoso, cada flor subtendida en su base por dos bracteolas libres y una bráctea que las envuelve; brácteas de ovadas a ovado-lanceoladas, agudas, apiculadas o acuminadas, de glabrescentes a pubescentes en la cara externa y glabras en la interna con la venación visible y prominente al menos en la vena media que excurre en un mucrón o en una arista; bracteolas de ovadas u ovado-lanceoladas a deltoideas, agudas en el ápice, enteras o erosas en el margen, en ocasiones algo laciniadas, pubescentes o tomentosas en la cara externa y glabras en la interna. Flores sésiles, pentámeras, hermafroditas, monoperiantadas, cáliz ausente, corola hipocrateriforme, gamopétala, 5-lobulada, lóbulos de oblongos a oblongo-lanceolados, agudos u obtusos, apiculados, de pubescentes a tomentosos en la cara externa o rara vez glabrescentes, la garganta de la corola glabra salvo un mechón de tricomas hispídulos y amarillentos por detrás de los estambres; estambres 5, epipétalos, con un filamento breve, anteras introrsas, oblongas, bitecas, dorsifijas; gineceo gamocarpelar, ovario ínfero con 5 nectarios conniventes formando un disco epigino que circunda la base del estilo, la sección transversal del ovario con evidencia de tres septos en su base aunque formando un único lóculo hacia el ápice, óvulo péndulo, hemítropo, atégmico, estilo filiforme, heterostílico, introrso o en ocasiones extrorso, estigma 3-lobado, breve. Fruto en nuez, obovoide, persistente en la base de la inflorescencia y protegido por brácteas más o menos acrescentes y en ocasiones lignificadas, al menos la externa, el exocarpo, de pardo oscuro a negro, liso o usualmente ruguloso, con 5 costas levemente visibles en el punto de sutura de los carpelos y huellas de los nectarios que conforman un disco que corona su ápice, usualmente con una

prolongación apical conformada por restos de la base del estilo y de la corola persistente. Semilla 1, carente de testa, con abundante endosperma. Número cromosómico: 14.

El género está conformado por ocho especies y dos variedades: *A. tuberosa*, *A. criptica*, *A. tandilensis* var. *tandilensis*, *A. tandilensis* var. *recurvata*, *A. patagonica*, *A. ruscifolia* var. *ruscifolia*, *A. ruscifolia* var. *crassifolia*, *A. chubutebsis*, *A. pusilla* y *A. longifolia*.

Etimología

El género debe su nombre al renombrado boticario español y catedrático de Botánica Francisco Arjona, quien fuera profesor de la Universidad de Cádiz a fines del siglo XVIII, discípulo y sucesor de Domingo Castillejo (Colmeiro, 1858).

Distribución

El género distribuye en el sur de América del Sur. Si bien se han reportado registros aislados en Perú y Bolivia, existe una amplia concentración de especies en la cordillera andina tanto en Chile como en Argentina, donde alcanza la patagonia, llegando a la costa atlántica e incluso extendiéndose a la zona pampeana y a la diagonal árida. Además existen colectas del sur de Brasil y reportes de su existencia para Montevideo (Uruguay), que no han sido corroboradas.

Clave dicotómica para la identificación de las especies de *Arjona*

- 1a.- Hojas lanceoladas u ovado-lanceoladas, si linear-lanceoladas nunca mayores a 2,5 cm de largo
 - 2a.- Hojas planas, nunca revolutas, con 3-5 venas visibles y más o menos prominentes, la central terminando en un mucrón más o menos conspicuo a menudo pungente; si crasas con venas inconspicuas o con la central únicamente visible
 - 3a.- Hojas con 3 venas visibles y prominentes, pubérulas, pubescentes o tomentosas, nunca glabras ni patentes; tubérculos ovoides, algo aguzados en su extremo
 - 4a.- Hojas ovado-lanceoladas, notoriamente pubescentes o tomentosas
 - 5a.- Plantas con aspecto de candelabro; inflorescencia sólo en el ápice del vástago central, las ramas laterales estériles; hojas nunca recurvadas
- **1.- *A. tuberosa***

- 5b.- Plantas con aspecto fruticuloso; ramas laterales floríferas, hojas rígidas, usualmente recurvadas **2.- *A. criptica***
- 4b.- Hojas linear-lanceoladas o lanceoladas, glabrescentes o pubérulas
..... **3.- *A. tandilensis***
- 3b.- Hojas con 3-7 venas visibles y prominentes, glabras, patentes, si crasas con venas inconspicuas o con la vena central visible; tubérculos fusiformes y alargados
- 6a.- Plantas con forma de candelabro laxo; gráciles, ramas laterales estériles, hojas ovado-lanceoladas u oblanceoladas, distantes entre sí, adnatas
..... **4.- *A. patagonica***
- 6b.- Plantas fruticulosas, más o menos robustas, con ramas laterales en ocasiones floríferas; hojas ovadas o anchamente ovadas más o menos imbricadas o yuxtapuestas, nunca distantes entre sí ni adnatas **5.- *A. ruscifolia***
- 2b.- Hojas revolutas, con la vena central únicamente prominente, ápice incurvo rematando en un mucrónulo diminuto **6.- *A. chubutensis***
- 1b.- Hojas lineares o linear-lanceoladas, mayores de 2,5 cm de largo
- 7a.- Hojas lineares con sólo 1 vena visible, en ocasiones prominente; flores agrupadas en espigas racemiformes, paucifloras, con 2-3 flores, tubérculos fusiformes, alargados y a menudo perpendiculares al rizoma **7.- *A. pusilla***
- 7b.- Hojas lineares a linear-lanceoladas con 3 venas visibles; flores agrupadas en espigas corimbiformes, plurifloras de 9-15 (25) flores; tubérculos ovoides, en ocasiones aguzados en el extremo, nunca perpendiculares al rizoma **8.- *A. longifolia***

1.- *Arjona tuberosa* Cav. Icones et Descriptiones Plantarum 4: 57, t 383. 1799. (figura 6.1).

Lectotipo: Argentina, America meridionalis, Puerto Deseado, s/fecha. *Née s/n* (MA 652207!), imagen digital. Aquí designado.

Isolectotipo: Argentina, America meridionalis, Puerto Deseado, s/fecha. *Née s/n* (MA 306636!; MPU 14164!) , imagen digital. Aquí designado.

≡ *Arjona appressa* Phil. Linnaea 33: 233. 1864-1865.

Holotipo: Argentina, Yauyehuin, (Pampa y Patagonia) 1862. *Cox s/n* (SGO 47717!).

≡ *Arjona pungens* Phil. Anales de la Universidad de Chile 43(1): 537. 1873.

Lectotipo: Chile, Araucanía, Cupulhue, nov/1945. *Volkman s/n* (SGO 47704!). Aquí designado.

Isolectotipo: Chile, Araucanía, Cupulhue, mar/1944. *Volkman s/n* (SGO 38562!). Aquí designado.

≡ *Arjona tuberosa* Cav. var. *lanata* Macloskie. Reports of the Princeton University Expedition to Patagonia 1896-1899, Botany 8(1): 342, pl. 16. 1905. *nom. inval.*
Holotipo: Argentina, Patagonia, 1896-1897. *Hatcher s/n*. (K 573529!) imagen digital.

Hierbas erguidas, de 8-14,5 (22) cm de altura. Rizomas suberectos; tubérculos ovoides, de 5,8-14 mm de largo x 4,5-8,5 mm de ancho, rugosos en su superficie en material herborizado y perpendiculares al rizoma. Vástagos con ramas laterales ascendentes dando la apariencia de un candelabro, pubescentes, estériles y subtendidas por una hoja ovado-lanceolada. Hojas adnatas a las ramas, imbricadas, en ocasiones yuxtapuestas, lanceoladas, planas, de 5,5-8,3 mm de largo x 1-2,2 mm de ancho, papiráceas, de pubescentes a tomentosas, agudas, terminando en un mucrón pungente, amarillento, campilódromas, con 3 venas visibles y prominentes en la cara abaxial, paralelas en la base, curvinervias y convergentes hacia el ápice; las hojas distales del vástago sin alcanzar la base de la inflorescencia, de 13-16 mm de largo x 0,6-0,8 mm de ancho, a menudo reflexas. Espigas brevemente pedunculadas, corimbiformes, plurifloras, con 9-12 (15) flores, densifloras; brácteas ovado-lanceoladas, de 6,5-9,5 mm de largo x 2,4-4 mm de ancho, pubescentes en la cara externa, glabras en la interna, 3-nervias, mucronadas en el ápice; bracteolas de ovadas a ovado-lanceoladas, de 2,3-3,4 mm de largo x 1,5-2 mm de ancho, abruptamente acuminadas en el ápice, de pubescentes a tomentosas en la cara externa. Flores con corolas pardo-blanquecinas en material herborizado, de pubescentes a tomentosas en la cara externa, de 10-16,5 mm de largo, lóbulos oblongos, de 3,4-5,6 mm de largo x 1,5-2,9 mm de ancho, obtusos; estambres con filamentos de hasta 0,8 mm, anteras de 1,2-2,2 mm de largo; ovario ovoide, más o menos globoso, a menudo ensanchado en el ápice, de 1,5-2 mm de largo x 1-1,7 mm de ancho, estilo de 7-16,5 mm de largo, en ocasiones superando la altura de las anteras en las formas longistilas pero no excediendo la garganta del tubo de la corola, estigma 3-lobado, con lóbulos de 0,1-0,4 mm de largo. Fruto de hasta 3 mm de largo x 2,5 mm de ancho, el exocarpo con costas levemente perceptibles, coronado por los restos del disco y una protuberancia distal de hasta 0,7 mm conformada por la base del estilo y la corola persistente.

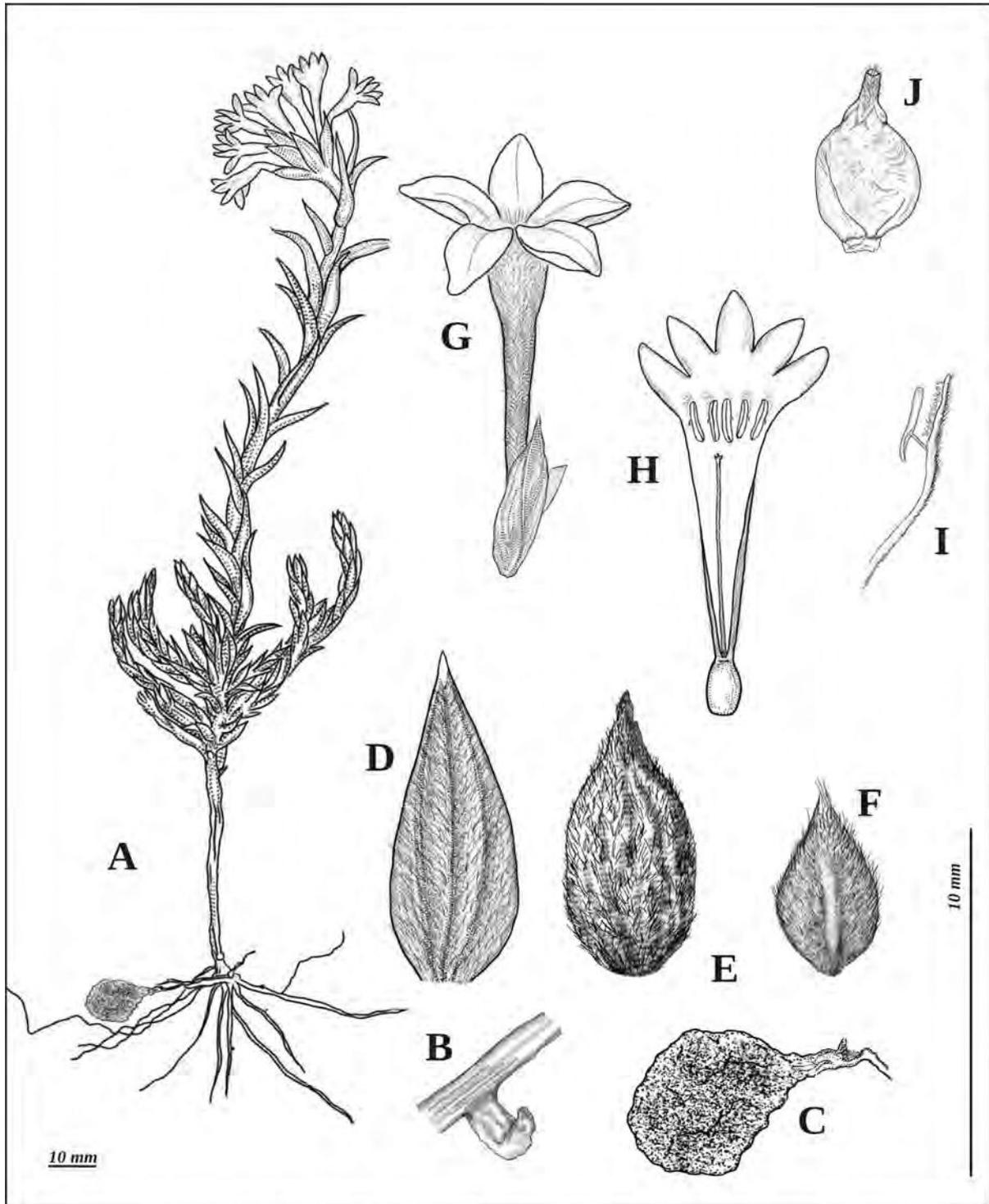


Figura 6.1 *Arjona tuberosa* Cav. A) porte de la planta, B) haustorio; C) tubérculo; D) hoja; E) bráctea; F) bracteola; G) flor con bracteas y bracteolas en su base; H) flor abierta con gineceo y androceo; I) detalle de la antera; J) fruto.

Nombre Vulgar

Macachín.

Fenología

Florece entre los meses de octubre a febrero (figura 6.2), con picos entre noviembre y diciembre. En las inflorescencias más longevas se observan botones florales en el ápice, flores más o menos desarrolladas en su porción media y distal, y frutos en la base protegidos por las brácteas persistentes y acrescentes.

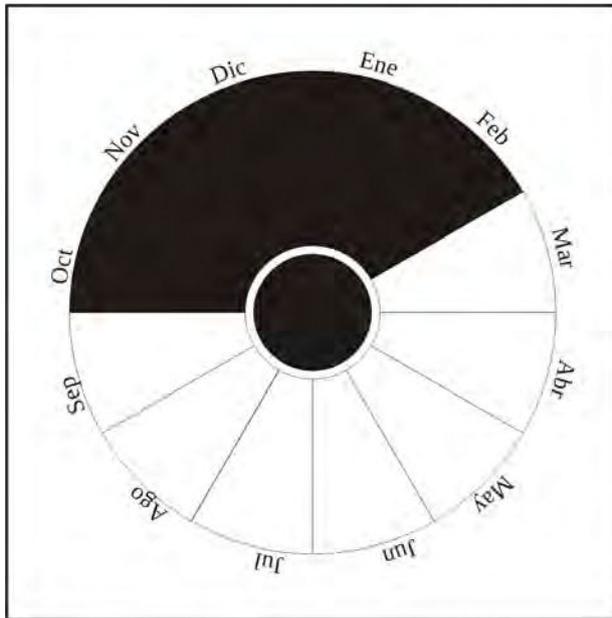


Figura 6.2 Rango de floración de *A. tuberosa* Cav.

Distribución Geográfica

La especie se distribuye en el sur de la Argentina y Chile (figura 6.3). En Argentina comprende las provincias de Neuquén, Chubut y Santa Cruz, encontrándose registros desde los 300 msnm hasta alrededor de 1700 msnm, aunque el rango más frecuente se encuentra por encima de los 700 msnm. Existen algunos registros a nivel del mar, que coinciden con ejemplares colectados en la costa atlántica de las provincias de Chubut y Santa Cruz circunscriptos a las cercanías del Golfo San Jorge. En Chile existen registros para las regiones de Los Lagos, Aysén y Magallanes cerca del límite con las provincias argentinas, aunque en ese país la distribución se extiende hacia el sur hasta la isla de Tierra del Fuego, a pesar no existir registros de haber sido colectado para la isla en el territorio argentino. Habita en laderas secas sobre suelo arenoso y en estepas de *Stipa speciosa* var. *major*.

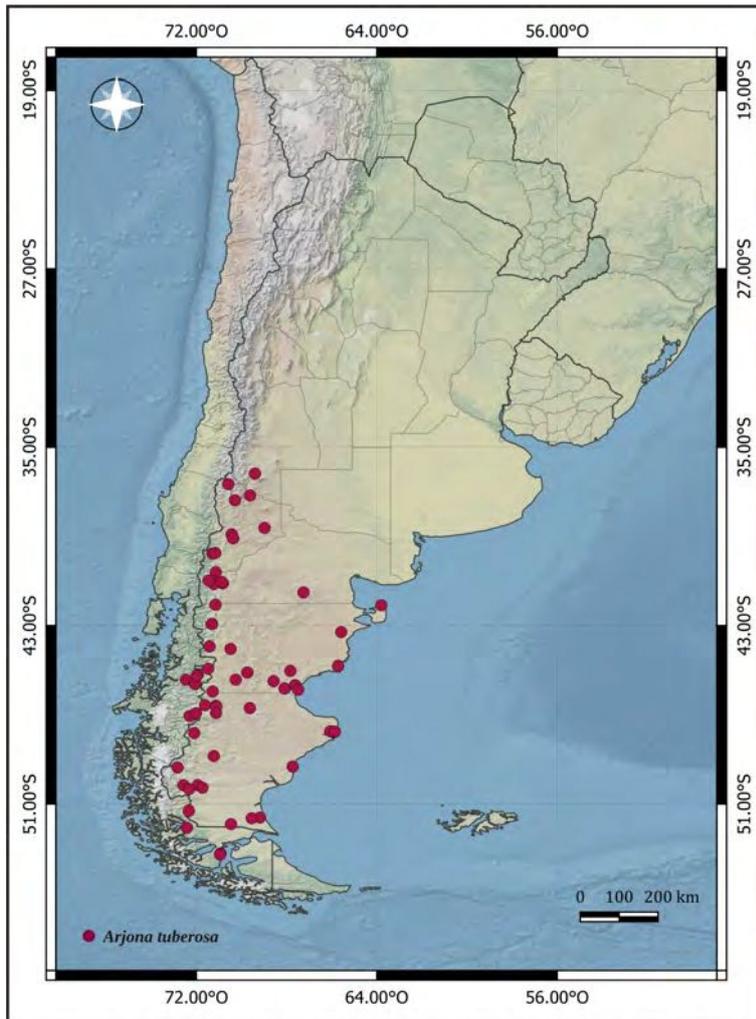


Figura 6.3 Mapa de distribución de *A. tuberosa*

Observaciones nomenclaturales

Arjona tuberosa fue descrita por Cavanilles (1799) como basónimo del género en su obra *Icones et Descriptiones Plantarum*. En el protólogo se cita como localidad:

Habitat in Americae meridionalis portu vulgo Deseado in siccis et aridis prope fontem de los Guanacos; floretque Decembri. Vidi siccam in laudato herbario, eiusque iconem vivis coloribus expressam.

Existen varios materiales que se corresponden con esa localidad colectados por Née (MA 306636!; MA 652207!; MPU 14164!). Entre éstos, uno de los ejemplares (MA 652207!), que se encuentra depositado en el Herbario del Real Jardín Botánico de Madrid (figura 6.4), tiene anotaciones en lápiz y dibujos similares a los publicados en la lámina que acompaña al

protólogo (tab. 383) por lo que considero que aún cuando no haya sido explícitamente designado, éste debería ser considerado como el material tipo de la especie. Además, contiene una aclaración escrita a máquina donde se lee: “*Cavanillesii typi*”, por lo que he tomado la decisión de designarlo como lectotipo. De esta manera, los ejemplares (MA 306636!; MPU 14164!) constituirían isolectotipos.

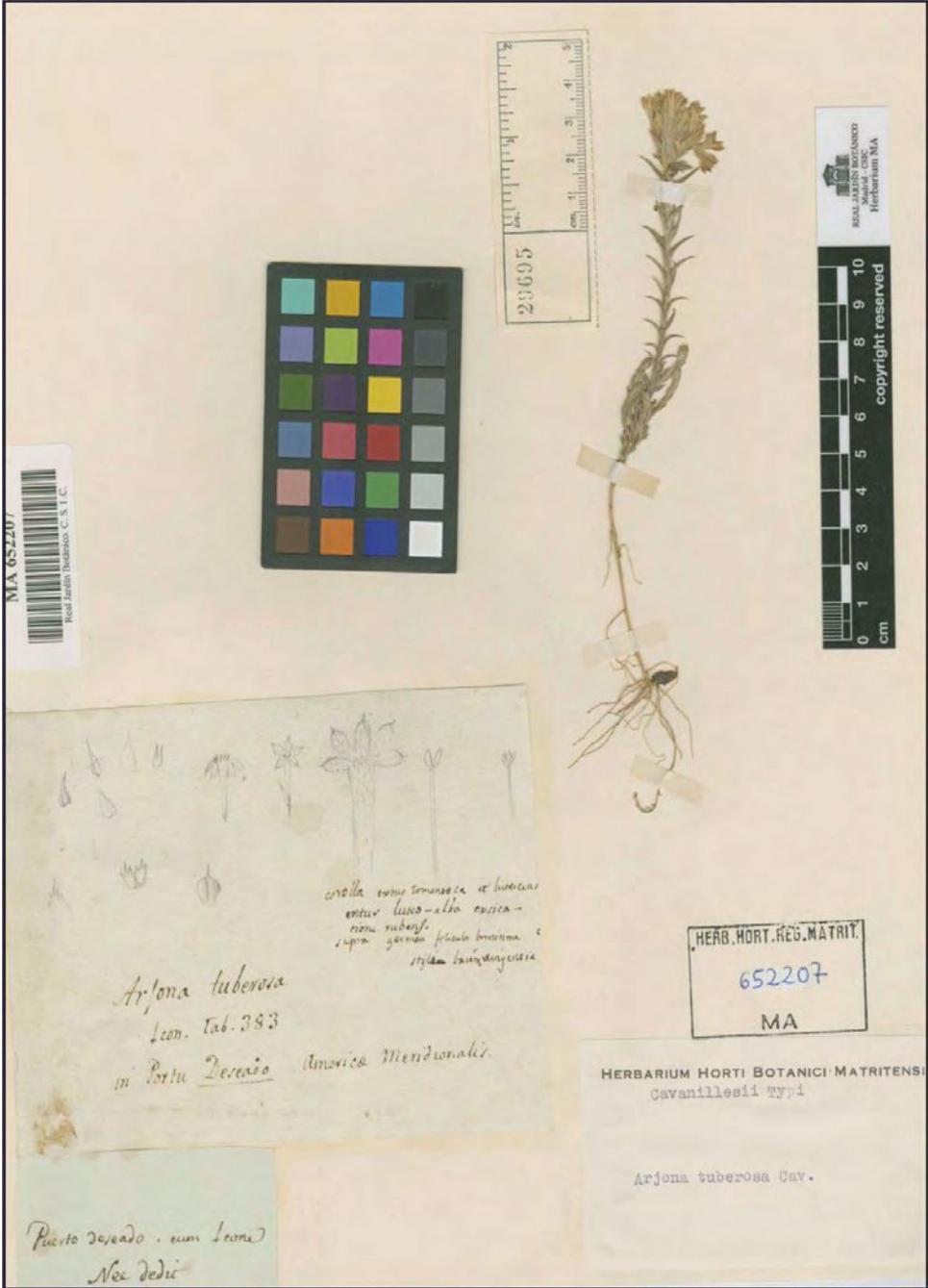


Figura 6.4 Lectotipo de *A. tuberosa* Cav. Aquí designado.

Philippi, en 1865, realiza lo que considera una enmienda a la descripción de *A. tuberosa* Cav. destacando algunas diferencias sobre un material colectado por Wenceslao Díaz en la provincia de Mendoza. El comentario está escrito en latín y precedido por la frase “*ex mea sententia est:*”, aunque no constituye la descripción de una nueva especie ya que lo hace bajo la especie de Cavanilles con la cual, a pesar de sus consideraciones, parece acordar y a la que explícitamente distingue de lo que él considera que Gay (1849) reconoce como *A. tuberosa* (*A. tuberosa* Gay *non* Cav.). En 1878 [1880], Miers considera erróneamente a esta enmienda como una acepción de *A. tuberosa*, creando un *nomen nudum* que le es asignado a la sinonimia de la especie *Arjona rigida* Miers. Esta entidad es convalidada posteriormente por Macloskie (1905). También, en 1865, Philippi describe como una nueva especie a *Arjona apressa* Phil. y si bien en el ejemplar que considera como referencia, se observa un aspecto más grácil, no existe evidencia suficiente para que ésta sea considerada una especie diferente.

Macloskie (1905) describe la nueva variedad *A. tuberosa* Cav. var. *lanata* Macloskie. La diagnosis es acompañada de una ilustración (Platea XVI), citando como material un ejemplar colectado por Hatcher depositado en K con el número 573529! (figura 6.5).



Figura 6.5 Holotipo de *A. tuberosa* Cav. var. *lanata* Macloskie

Teniendo en cuenta que la diagnosis está en idioma inglés y no está acompañada de una descripción latina, el nombre debe considerarse como inválido de acuerdo al art. 39.1 del ICN (Turland *et al.*, 2018). A pesar de esto, la variedad ha sido citada con posterioridad por Dawson (1944) bajo la sinonimia de la variedad homotípica aun cuando el ejemplar sobre el que Macloskie basa su especie no es sino una versión más tomentosa, que forma parte de la variabilidad de la especie.

Philippi (1873) describe una nueva especie a la que define como *Arjona pungens* Phil. basada en materiales colectados por Volkmann en la localidad de Cupulgue. Teniendo en cuenta que existen diferentes materiales con esa información, en esta tesis se designa como lectotipo al ejemplar SGO 47704! e isolectotipo al depositado con el número SGO 38562!. También existe otro ejemplar depositado en B 100248135 colectado en 1876 en la cordillera de Linares con sello que lo identifica como material tipo. Siendo que la localidad de referencia no se corresponde con la citada en el protólogo y que la fecha de colecta es posterior a la publicación de la especie, es excluido de la nómina de tipos.

Ninguno de los materiales tipo de *A. pungens* difieren sustancialmente de *A. tuberosa* Cav., aún cuando las ramas tienen una apariencia más o menos aracnoidea que los diferencia del aspecto típico de la especie de Cavanilles. Sin embargo, este carácter no es incluido en el protólogo. La especie, tal como ha sostenido Dawson (1944) debe ser considerada bajo la sinonimia de *A. tuberosa* Cav.

Otros Comentarios

El ejemplar depositado en el herbario del Museo de La Plata con el número LPS 11254 tiene una etiqueta con un sello de Carlos Burmeister, Chubut 1900 y con la aclaración manuscrita de la localidad de Río Aysen colectada el mes de diciembre. Podría suponerse que éste ha sido colectado por Burmeister en esa provincia, pero no existen referencias en Chubut de la existencia de un río con ese nombre, aunque si es posible ubicarlo en la XI Región (Región Aysén del General Carlos Ibañez del Campo) en la provincia del Aysén, Comuna Aysén (45°41'67"S, 72°08'00"W) en territorio chileno, aunque su curso no llega a límite argentino, sino que se bifurca antes en el Río Simson y el Río Maniguales. Si bien esta expedición podría tener origen en Chubut, adentrándose en territorio chileno, debería ser anterior a 1900

o en ella no debe haber participado el naturalista alemán a quien se le atribuye la colecta, ya que fallece en 1892, es decir 8 años antes.

Materiales revisados

ARGENTINA, CHUBUT: Valle de la Laguna Blanca (45°52'00"S 71°15'00"W) dic/1902. Koslowsky 23 (CORD); Valle de la Laguna Blanca (45°52'00"S 71°15'00"W) dic/1902. Koslowsky 23 (BA 40922); Valle del Lago Blanco (45°55'45"S, 71°16'45"W) dic/1899. Koslowsky s/n (BA 40888); alrededores de Esquel (42°55'06"S, 71°18'21"W) nov/1963. Lahitte 7338 (BA 83953); cañadón Ferrays (45°38'53"S, 67°37'24"W) nov/1945. O'Donell 3362 (LIL 128456); cañadón Ferrays (45°39'21"S, 67°37'07"W) dic/1929. Feruglio 30 (BA 1844); 35km de José de San Martín sobre ruta 19 (44°02'38"S, 70°28'49"W) dic/1984. Stuessy, Crawford, Crisci, Cigliano y Gentili 6904 (LP); Lago Fontana (44°54'05"S, 71°28'46"W) dic/1963. Lahitte 7259 (BA 83955); Pampa del Castillo (45°47'43"S, 68°04'53"W) dic/1932. Castellanos 7678 (BA); Pampa del Castillo (45°47'47"S, 68°05'20"W) feb/1932. Castellanos s/n (BA 5982); Lago Gral Vinter (43°55'50"S, 71°24'54"W) 900 msnm. dic/1964. M. Clemens 7758 (BA 83954); Río Aysen (45°24'04"S, 72°27'35"W) dic/1900. Burmeister s/n (LPS 11254); Valle del río Chubut (42°03'19"S, 71°09'12"W) feb/1898. s/leg. LPS 12485 (LP); Dpto. Florentino Ameghino, intersección rutas provinciales 1 y 30, Camarones (44°47'47"S, 65°42'59"W) oct/1993. Forcone 39 (CORD); Dpto. Rawson, ruta 25 entre Gaiman y Dolavon (43°17'10"S, 65°34'37"W) 22 msnm. nov/2008. Biganzoli y Larsen 1971 (SI 90828); Esquel, cordón Esquel (42°55'28"S, 71°19'10"W) nov/1940. Kūhuemam s/n (BA 37265); Ruta 40 proximidad al desvío a Alto Río Senguer (45°24'05"S, 70°15'04"W) 720 msnm. ene/1978. Ambrosetti y Méndez 27518 (MERL); Comodoro Rivadavia, ladera oeste del Cerro Cheuquén (45°51'00"S, 67°29'12"W) dic/1952. Ruíz Leal 14755 (MERL); Punta Buenos, península de Valdés (42°04'40"S, 63°48'01"W) oct/1969. J. Daciuk 163 (LP); Lago Colhué Huapi (45°28'01"S, 68°34'30"W) 1800 msnm. nov/1923. E.S. Riggs 61 (US1495160); s/ localidad dic/1912. Kraglievich s/n (BA 40892); s/ fecha, s/leg. (LP 12489). **MENDOZA:** Dpto. Marlargüe, RN 186, desvío a Llanquanelo hacia Yacimiento Fortunoso (36°11'05"S, 69°24'02"W) 1830 msnm. dic/2014. F.O. Zuloaga, L. Agesen, M.V. Nicora y D.L. Salariato 15268 (SI 205841). **NEUQUÉN:** Dpto. Chos Malal, Bajada Chacayco (37°22'54"S, 70°17'04"W) 1400 msnm. nov/1992. González 913 (LP); Plaza Huinul (38°35'40"S, 68°58'35"W) nov/1939. Plotnick 42 (LP 53485); Neuquén, Ruta Prov. 13, a 2,3km del cruce de ruta con el arroyo Carreri (38°87'38"S, 70°45'68") 1237 msnm. dic/2011. Cocucci y Sérsic 4781 (CORD); Lago Huechulafquen (39°45'11"S, 71°17'06"W) dic/1952. Cabrera 11290 (LP 677294); Paso Córdoba (40°35'30"S, 71°08'25"W) 1500 msnm. dic/1962. Schajowskoy 5490 (BA 83952); Dpto. Los Lagos. Fortín Chacabuco (40°59'21"S, 71°19'43"W) dic/1988. A.M. Faggi s/n (BA 78089); Parque Nacional Laguna Blanca, alrededores de la laguna (39°03'55"S, 70°22'04"W) nov/1964. Roqueno 8432 (BA 83980); Nahuel Huapi (40°59'17"S, 71°19'46"W) ene/1898. s/leg. (LPS 11244); Dpto. Minas, de Aguas Calientes a Ailincó, Las Olletas (36°39'35"S, 70°35'06"W) 1860 msnm. nov/2014. Zuloaga, Agesen, Nicola y Salariato 15095 (SI 206567); Rincón Grande (37°10'00"S, 69°36'60"W) nov/1941. Dolly Frey de Jones 35 (LP 43325); Pampa del Malleo (39°43'36"S, 71°09'42"W) ene/1966. Martínez Crovetto AN 29 (CTES 152054). **RIO NEGRO:** Dpto. Pilcaniyeu, Ruta Nac. 40, Km 2145, camino de Paso Flores a Bariloche (40°34'29"S, 70°51'15"W) 726 msnm. dic/2008. Morrone, Chemiskuy y Alvarez 6170 (SI 91568); Dpto.

Pilcaniyeu, Ruta Nac. 40, Km 2145, camino de Paso Flores a Bariloche (40°34'29"S, 70°51'15"W) 726 msnm. dic/2008. Morrone, Chemiskuy y Alvarez 6170 (CORD); Dpto de Bariloche, Bariloche (41°07'29"S, 71°13'38"W) feb/1969. Vidal 8 (LP); Río Pichileu (41°01'39"S, 70°52'29"W) feb/1928. Guiñazú, 31/1699 (BA); El Rincón a Laguna Raimundo, en la meseta de Somuncurá (41°29'60"S, 67°15'00"W) 680-1420 msnm. dic/1967. Ruíz Leal 25544 (MERL); Lago Nahuel Huapi, Puerto Sabana (40°57'39"S, 71°27'42."W) 160 msnm. nov/1928. R. Cordini 165 (1617455). **SANTA CRUZ:** Dpto. Deseado, Puerto Deseado, detrás de la base militar (47°44'59"S, 65°55'04"W) dic/1979. Bernerdello y Figueroa 333 (CORD); Dpto. Deseado, Puerto Deseado (47°43'24"S, 66°03'37"W) nov/1965. Correa y Nicora 3301 (LP); Dpto. Deseado (47°44'35"S, 65°51'47"W) dic/1967. Teller. M.N. Correa, A.M Miente, L. Constance Correa 4028 (CONC 37512); Dpto. Lago Buenos Aires, Los Antiguos, en el mirador de la ciudad (46°33'41"S, 71°36'46"W) 301 msnm. oct/2005. Cocucci, Sérsic, Paiaro y Casacov Mtnez. 3640 (CORD); Río Santa Cruz, región entre el Lago Belgrano, Lago Argentino y Puerto Santa Cruz (47°40'-50°30'00"S, 68°-72°,00'00"W) dic/1901-1902. Hauthal 12121 (CORD); Estancia La Oriental. PNFPM (47°48'17"S, 72°05'39"W) nov/1973. Rumboll s/n (BA 69008); Patagonia, cerca de los orígenes del Río Fenix (46°34'35"S, 71°08'15"W) dic/1908. Skottsberg 40891 (BA); Patagonia andina, territorio de Sta Cruz, Valle Fénix (46°36'21"S, 71°06'45"W) dic/1908. Expediitio Suecica 1907-1909, C. Skottsberg 643 (SGO 59005); Colonia. Carlos Pellegrini, Estancia La Flora (46°40'40"S, 69°37'40"W) dic/1979. Von Thüngen 22 (LP); Puerto San Julián (49°18'50"S, 67°43'41"W) /1915. E. Carette s/n (24117); Lago Argentino (50°08'58"S, 72°34'22"W) ene/1902. Hauthal s/n; LPS 11279 (LP); Lago Argentino, Calafate (50°19'28"S, 72°19'20"W) 800 msnm. dic/1950. H. Sleumer 1215 (US 2055941); San Jorge (45°00'01"S, 67°49'55"W) feb/xx96. C. Ameghino. LPS 11241 (LP); Dpto. Carpen Oike, ruta 288 a 75km. al N de Piedra Buena, Estancia La Julia (50°16'00"S, 71°43'60"W) ene/1978. C. Ramanczuk, R. Giangualani y A. Martínez 1044 (CTES 152044); Lago Cardiel (48°50'11"S, 71°04'04"W) ene/2002. M. Bonifacino, P. Gerhardt y V. Romano 492 (US 3430274); Río Gallegos (51°34'45"S, 69°10'56"W) nov/1950. H. Sleumer 787 (US 2055708); Río Gallegos, Estancia La Carlota (51°52'23"S, 70°27'52"W) 120 msnm. dic/1950. H. Sleumer 1067 (US2055864); Esperanza, Río Coyle (51°36'33"S, 69°32'43"W) 200 msnm. dic/1950. H. Sleumer 1086 (US 2055876) US 1943948; Fitzroy, Estancia Cerro Fitzroy, Río de las Vueltas (49°21'21"S, 72°50'93"W) 420 msnm. dic/1950. H. Sleumer 1307 (US 2056059); región humedales 250 msnm. dic/1928. Sleumer 57 (Donat 7654, LIL 90260). **SIN LOCALIDAD:** s/localidad, s/fecha. A. Cardoso s/n. LPS 11282 (LP); s/localidad, oct/1897. s/leg. LPS 12486 (LP). s/localidad feb/1899. A. Gallardo 97. (LP 33093); s/localidad, s/leg., s/fecha, LPS 11278 (LP); s/localidad, s/leg. (LPS 11239); s/localidad, abr/1882. Moreno y Tonieri s/n (US 701432). **CHILE, XI REGIÓN del Aysén:** Coyhaique, Río Pedregoso (45°34'00"S, 72°04'00"W) 740 msnm. feb/1962. Fco. Behn (CONC 27402); Capitán Prat, Valle de Chacabuco, Estancia Chacabuco, Cruce de Río Chacabuco, planicie de río, ribera norte (47°02'05"S, 72°17'32"W) 400 msnm. ene/2007. G. Rojas s/n (SGO 161014); Ñirehuao, Coyaique (45°36'05"S, 72°02'46"W) 600 msnm. dic/1970. Pablo Aravena 614 (SGO 128823); Río Ñiriguao, Estancia Baños Nuevos (45°11'03"S, 71°56'32"W) 700 msnm. ene/1939. Ilse vi Rentzell 6077 (SGO 117528); Balmaceda (45°13'33"S, 71°58'31"W) 508 msnm. feb/1943. Maldonado Bruzzone 106 (LP 54256); Cerro Castillo (51°17'00"S, 72°20'00"W) nov/1970. E. Pisano V. 2859 (CONC 134355); Prov. Gral Carrera, comuna Chile Chico, Reserva Nacional Lago Jeimimeni (46°54'32"S, 72°00'44"W) 780-850 msnm. ene/2003. G. Rojas y P. Saldivia s/n (SGO 153264); Prov. Gral. Carrera, Comuna Chile Chico, Reserva Nacional Lago Jeimimeni, estepa

patagónica (46°53'56"S, 71°07'31"W) 780-850 msnm. mar/2002. G. Rojas y P. Saldivia s/n (SGO 153265); Lago Pinto 2° campamento frente al islote (52°02'15"S, 72°25'07"W) dic/1877. s/leg. (SGO 47703). **XII REGIÓN de MAGALLANES y la ANTÁRTICA CHILENA:** Magallanes, Punta Arenas (53°10'00"S, 70°54'00"W) 20 msnm. D. Díaz 21808 (CONC 134354); Magallanes, Sandy Point (53°14'36"S, 70°56'53"W), s/leg. (P 5338186 pp.). Magallanes, s/localidad, s/leg. (P 5338180 pp.). **SIN LOCALIDAD:** s/ localidad, s/leg. (SGO 84759).

2.- *Arjona criptica* C. Zavaro sp. nov. (figura 6.6)

Holotipo: Argentina. Chubut, Dpto. Escalante, Comodoro Rivadavia, cerro Chenque (45°51'18"S, 67°29'13"W) nov/1969. *M.I. Vidal 45* (LP)!

Arbuscular and robust herbs, 8-12,8 cm, branched at the base. Rhizomes branched, suberect with adventitious roots and ovoid tubercles, 10-30 mm x 4-6 mm. Leaves simple, alternate, spirally arranged, sessile, adnate, distant from each other, blade lanceolate, 6,5-12 mm x 1,5-2,5 (3,2) mm, acute at the apex, coriaceous, rigid, recurved, pubescent, 3-veined, veins parallel to each other and markedly prominent on the abaxial face, the central excurrent on the yellowish terminal mucron, pungent, lateral veins convergent towards the apex; distal leaves on the central axis of the stem developed, lanceolate, 13,4-15 mm x 0,8 mm, pubescent, recurve, coriaceous. Flowers subtended by two bracteoles and one bract, arranged in corymbiform compact spikes. Bracts ovate-lanceolate, 7-9,5 mm x 3-5,2 mm, ending in an excurrent prolongation of the middle vein, dorsally pubescent on the exposed face; bracteoles ovate-lanceolate, 2,7-4 mm x 2,5 mm, coriaceous, concave, erose or sparsely laciniate at the margin, dorsally pubescent. Flowers sessile, pentamerous, 7-9,5 mm x 3-5,2 mm, corolla hypocrateriform, abaxially tomentose, adaxially mostly glabrous with a tuft of yellowish hispidulous hairs in the throat behind the anthers, limb 5-lobed, lobes obtuse, 3,5-5,5 mm x 1,4-2,2 mm; stamens 5, epipetalous, opposite at petalous; gynoecium with five connate carpels, ovary 1-locular, ovoid, 1,5-2,8 mm x 1-2 mm, widened at the apex with a filiform style, 6,5-14,5 mm, stigma 3-lobed, 0,4-0,7 mm, inconspicuous. Nut obovoid, 3 mm x 2,8 mm, black, lustrous, surmounted by the mark of 5 nectaries at its apex and a conical distal protrusion.

Hierbas erguidas, de 8-12,8 cm de altura, robustas. Rizomas suberectos; tubérculos ovoides, de 10-30 mm de largo x 4-6 mm de ancho, aguzados en el extremo, rugosos en la superficie en material herborizado, en ocasiones prolongándose en el extremo del rizoma. Vástagos con ramas laterales ascendentes, floríferas, de apariencia fruticulosa, pubescentes, subtendidas por

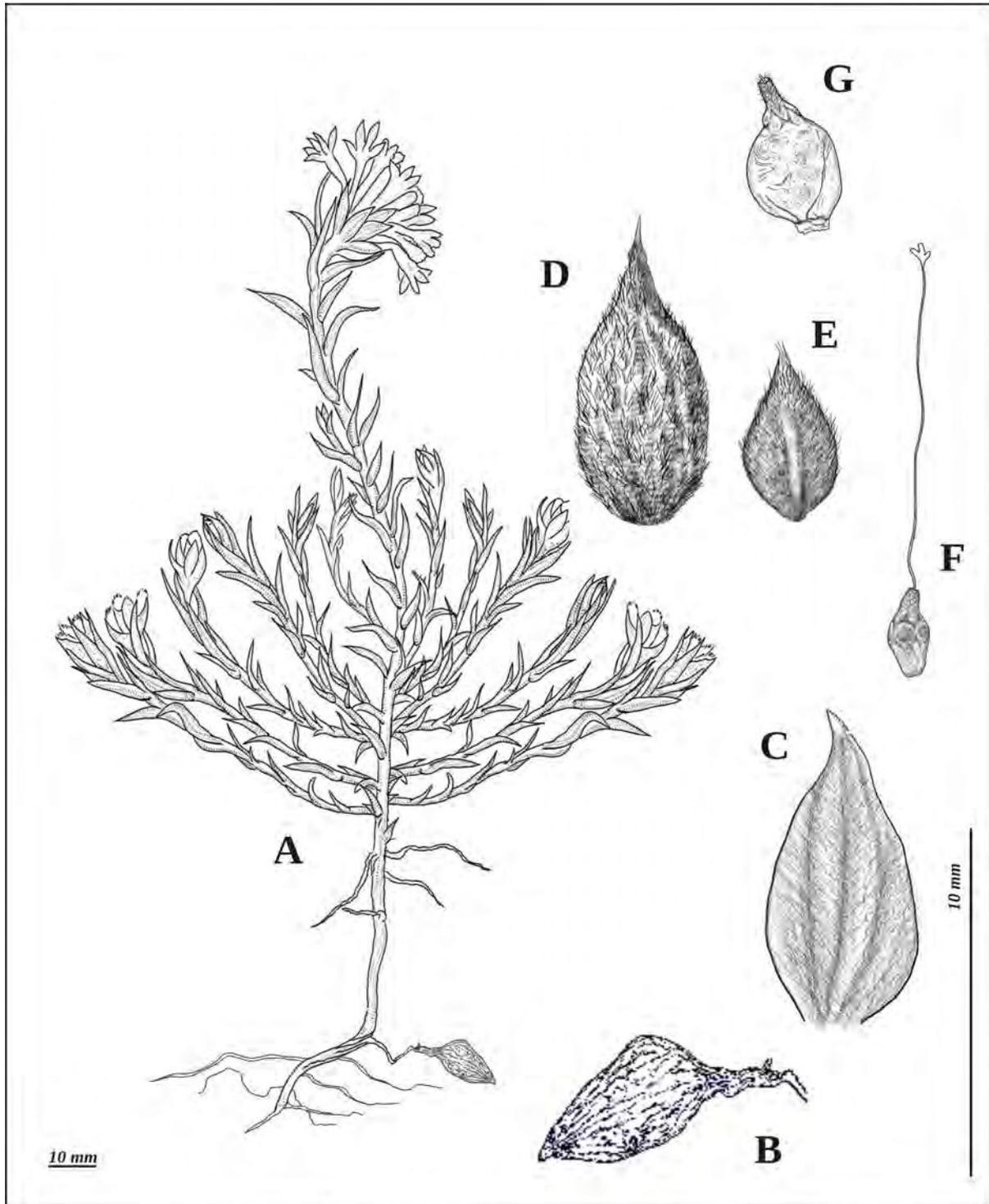


Figura 6.6 *Arjona criptica* C. Zavaro A) porte de la planta, B) tubérculo; C) hoja; D) bráctea; E) bracteola; F) detalle del gineceo (ovario, estilo, estigma); G) fruto.

una hoja ovada de hasta 3,5mm de largo. Hojas adnatas a las ramas, rara vez yuxtapuestas pero nunca imbricadas, lanceoladas o en ocasiones ovado-lanceoladas, reflexas, de 6,5-12 mm

de largo x 1,5-2,5 (3,2) mm de ancho, coriáceas, pubescentes o tomentosas, agudas, terminando en un mucrón pungente, amarillento, campilódromas, con 3 venas visibles y prominentes en la cara abaxial, paralelas en la base, curvinervias y convergentes hacia el ápice; las hojas distales del vástago sin alcanzar la base de la inflorescencia, de 13,4-15 mm de largo x 0,6-0,8 mm de ancho, marcadamente reflexas. Espigas brevemente pedunculadas, corimbiformes, plurifloras, con 9-17 flores en el ápice del vástago y en el extremo de las ramas laterales, densifloras; brácteas ovado-lanceoladas, de 7-9,5 mm de largo x 3-5,2 mm de ancho, pubescentes o tomentosas en la cara externa, glabras en la interna, 3-nervias, de acuminadas a aristadas en el ápice; bracteolas ovado-lanceoladas, coriáceas, de 2,7-4 mm de largo x 2-2,5 mm de ancho, abruptamente acuminadas en el ápice, pubescentes en la cara externa. Flores con corolas pardo-blanquecinas en material herborizado, tomentosas, de 11-16,5 mm de largo, lóbulos oblongos, de 3,5-5,5 mm de largo x 1,4-2,2 mm de ancho, obtusos; estambres con filamentos de hasta 0,8 mm, anteras de 1,6-2,1 mm de largo; ovario ovoide, más o menos cónico, de 1,5-2,8 mm de largo x 1-2 mm de ancho, estilo de 6,5-14,5 mm de largo, superando en ocasiones la altura de las anteras en las formas longistilas, estigma 3-lobado, con lóbulos de 0,4-0,7 mm de largo. Fruto de hasta 3 mm de largo x 2,8 mm de ancho, el exocarpo con las marcas de la sutura de los carpelos imperceptibles y coronado por los restos del disco y una protuberancia distal de hasta 0,7 mm conformada por la base del estilo y la corola persistente.

Etimología

El nombre con el que he designado a la especie deriva del griego *kryptos* que significa escondido o secreto. Esto se debe a que los especímenes han sido confundidos y rotulados como *Arjona tuberosa* permaneciendo invisibilizados en los herbarios, cuando en realidad presentaban caracteres únicos que no correspondían con ninguna otra especie de *Arjona*.

El holotipo de la especie (figura 6.7) se encuentra depositado en la colección del herbario del Museo de La Plata (LP) y corresponde con un ejemplar coleccionado en el cerro Chenque, en el Dpto. de Escalante, Comodoro Rivadavia, en la provincia de Chubut.

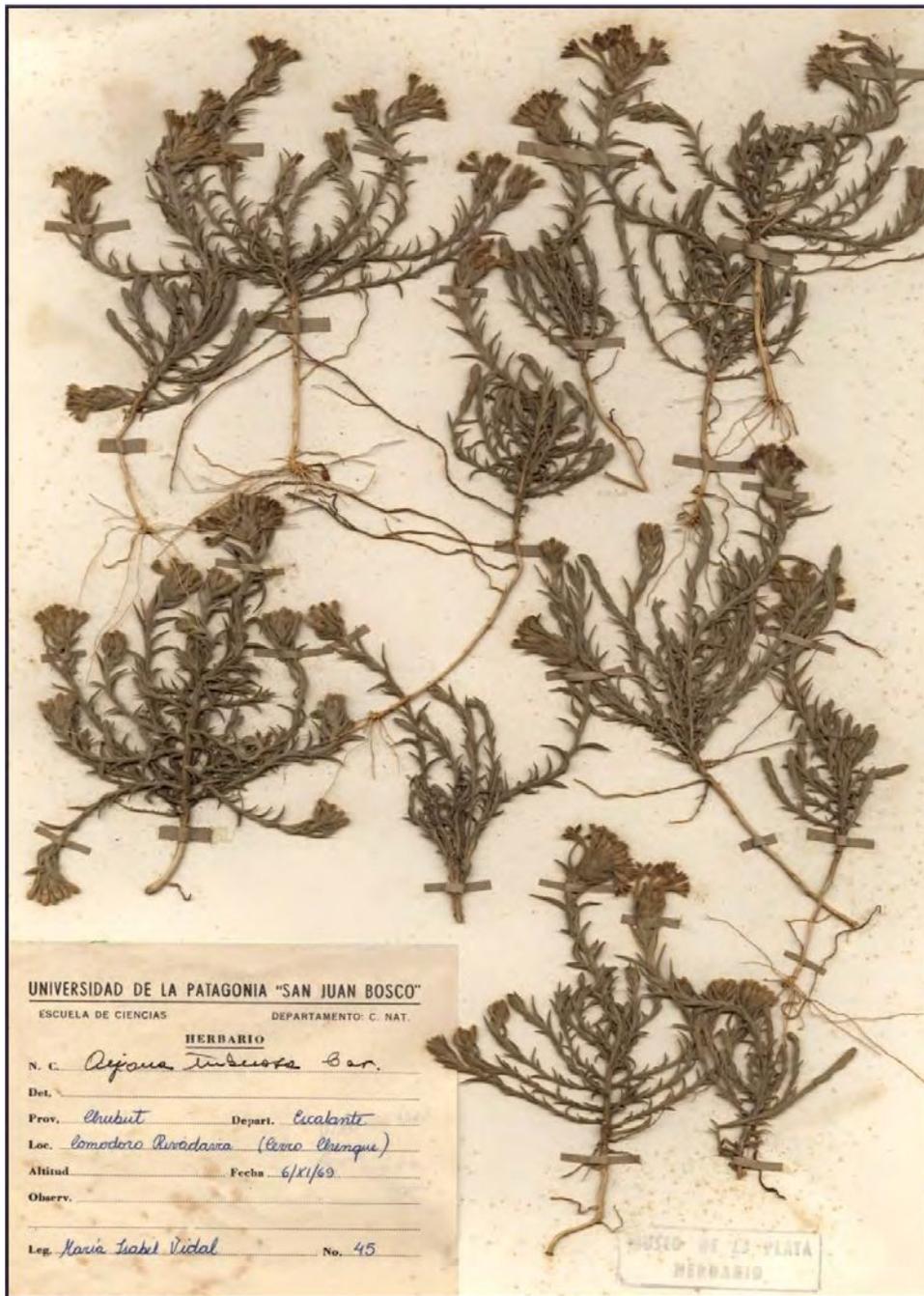


Figura 6.7 Holotipo de *A. cretica* C. Zavaro. (Vidal 45, LP).

Fenología

El rango de floración de la especie comprende los meses de noviembre a enero (figura 6.8). En las observaciones de algunas de las etiquetas de los materiales herborizados consultados se

enfatisa que la corola de las flores es de color más o menos blanquecino, aunque en el material herborizado se observan de color pardo.

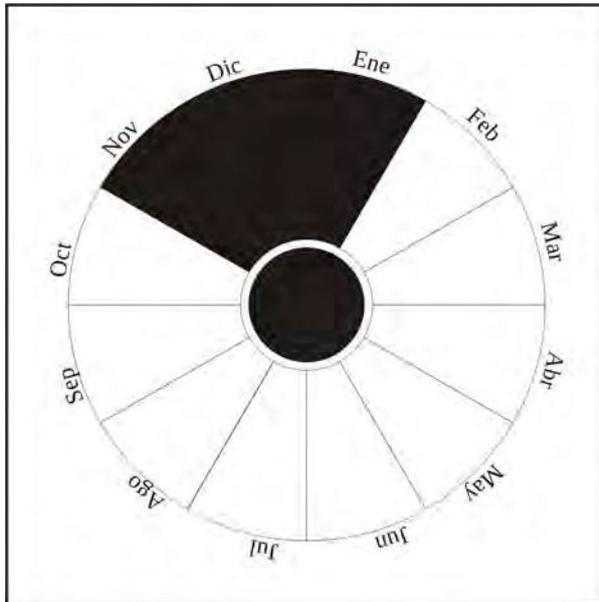


Figura 6.8 Rango de floración de *A. criptica*

Distribución

La especie constituye un endemismo de Argentina que se distribuye en la provincia de Río Negro, Chubut y Santa Cruz (figura 6.9), desde la estepa patagónica hasta la proximidad de la precordillera, alcanzando los 630 msnm.

Observaciones morfológicas

Los ejemplares de *Arjona criptica*, a pesar de ser pubescentes como *A. tuberosa*, difieren de ésta: 1) por el porte fruticuloso, más o menos robusto (cuando en *A. tuberosa* tienen forma de candelabro), 2) por las ramas laterales floríferas (cuando en *A. tuberosa* son estériles) y por presentar hojas recurvas y rígidas (que en *A. tuberosa* son planas y coriáceas, nunca recurvas).

Por otra parte, la forma de las hojas y la pubescencia permite diferenciarla de *A. ruscifolia* ya que esta última tiene hojas anchamente ovadas (que en *A. criptica* suelen ser lanceoladas) y glabras con 5-7 nervios prominentes en la cara abaxial, cuando en *A. criptica* son pubescentes y trinervias.

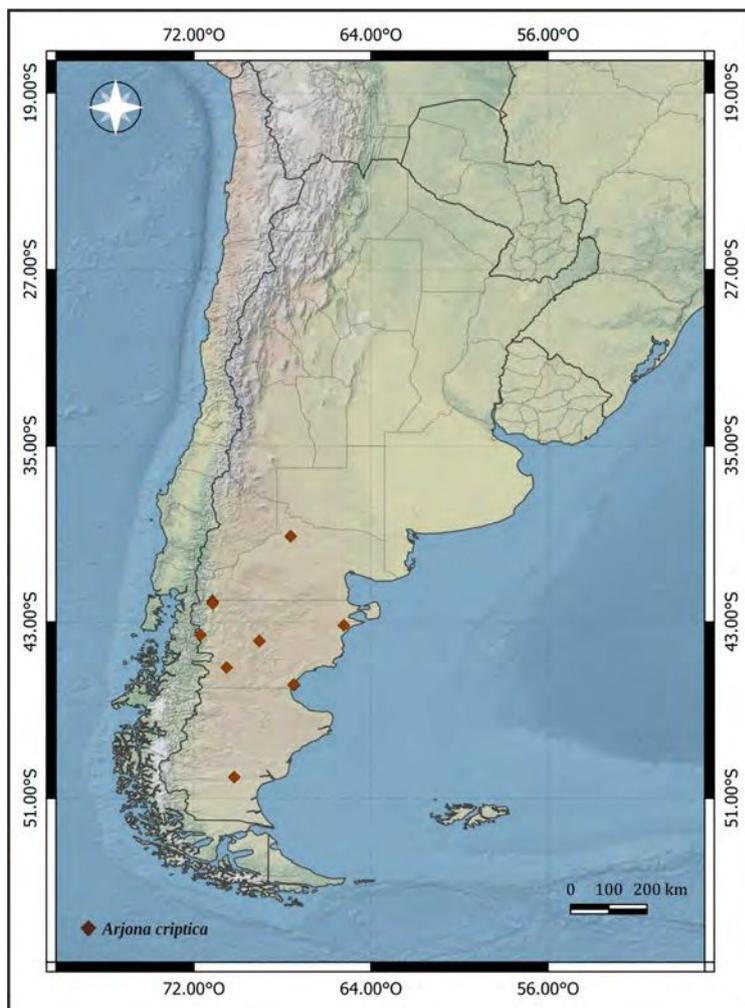


Figura 6.9 Mapa de distribución de *A. criptica*

Materiales revisados

ARGENTINA, CHUBUT: Comodoro Rivadavia (45°51'28"S, 67°28'35"W) Renard 40894 (BA); Comodoro Rivadavia, Patagonia (45°50'41"S, 67°29'28"W) s/leg. 11233 (LP); Dpto. Paso de los Indios, ruta 24 al S de Paso de los Indios (44°08'42" S, 69°15'45"W) 630 msnsm. dic/2006. Bonifacino, Sancho y Iharlegui 2962 (CTES 417601); Lago Munsters, alrededores de la Laguna Colorada (45°03'56"S, 70°31'11"W) dic/1939. Feruglio s/n (BA 34710); Trelew, Tekachoique (43°08'48"S, 65°13'24"W) dic/1899. Illin s/n (LPS 11246); Carrenleofú, patagonia (43°35'09"S, 71°42'23"W) mar/1900. Illin s/n (LPS 11248); Río Chubut (42°03'25"S, 71°09'26"W) dic/1900. Carlos Burmeister LPS 12483 (LP); Valle del Río Chubut (42°08'45"S, 71°09'10"W) dic/98. s/leg., LPS 12488 (LP); s/ localidad, ene/1899. Kowslowsky s/n (BA 40890); s/ localidad /1899. s/leg. LPS 11242 (LP). **RIO NEGRO:** Paso Córdoba (39°06'53"S, 67°37'34"W) nov/1978. Barda. E.M. Zardini y R. Kiesling 70 (LP). **SANTA CRUZ:** Río Santa Cruz, patagonia austral (50°01'48"S, 70°10'26"W) feb/1900. F. Silvestri LPS 11240 (LP); Calchaquí, s/leg., LPS 11284 (LP). **SIN LOCALIDAD:** Cantera Bowmann nov/1897. J. Valentín s/n (BA 40889); s/leg. LPS 11237.

3.- *Arjona tandilensis* Kuntze, Revisio Genera Plantarum 3: 283. 1893. (figura 6.10)

Hierbas erguidas de (5,9) 12-18 (21,4) cm de altura. Rizomas rastreros; tubérculos de ovoides a algo elipsoidales, marcadamente conspicuos, de 8-15 (25) mm de largo x 6,3-11,5 mm de ancho, a menudo aguzados en su extremo distal en una prolongación breve, rugosos en su superficie en material herborizado. Vástagos con ramas laterales ascendentes o procumbentes, dando la apariencia de candelabro laxo, en ocasiones ramoso, ramas a menudo aracnoideas, de glabras o glabrescentes a pubérulas, estériles o en ocasiones floríferas, subtendidas por una hoja ovado-lanceolada. Hojas nunca adnatas a las ramas, distantes entre sí, de lineares a linear-lanceoladas o lanceoladas, planas o en ocasiones recurvas, de (3,8) 5,5-9,5 mm de largo x (0,2) 0,5-1,2 mm de ancho, papyráceas, glabras, glabrescentes o pubérulas, agudas, atenuadas hacia el ápice, terminando en un mucrón pungente pardo o amarillento, campilódromas, con 3 venas visibles en la cara abaxial y a menudo con la central sólo prominente, paralelas desde la base y convergentes hacia el ápice; las hojas distales del vástago alcanzando la base de la inflorescencia, de 10-12 mm de largo x 0,4-0,6 mm de ancho, en ocasiones marcadamente reflexas. Espigas sésiles o casi, corimbiformes, plurifloras con 9-12 (15) flores más o menos densas en la parte distal del eje de la inflorescencia y algo más laxas en su base; brácteas de ovadas a ovado-lanceoladas, de 7,2-11,2 mm de largo x 1,7-3,5 mm de ancho, atenuadas hacia el ápice, de glabrescentes a pubérulas o pubescentes en la cara externa, glabras en la interna, 3-nervias, terminando en una arista excurrente de hasta 2mm de largo; bracteolas de ovadas a ovado-deltoides, de 2,3-3,7 mm de largo x 1,9-2,5 mm de ancho, pubescentes en la cara externa. Flores con corolas blanquecinas o pardas en material herborizado, pubescentes, de 11-17,2 mm de largo, lóbulos oblongos, de 3-6,7 mm de largo x 0,9-2,8 mm de ancho, agudos; estambres con filamentos de hasta 1 mm de largo, anteras de 1,4-2,2 mm de largo; ovario ovoide, más o menos globoso, ensanchado en el ápice, de 1,4-2 mm de largo x 1-1,8 mm de ancho, estilo de 7,2-15,6 mm de largo, superando la altura de las anteras pero apenas excediendo la garganta del tubo de la corola en las formas longistilas, estigma 3-lobado, con lóbulos de 0,2-0,5 mm de largo. Fruto de hasta 4 mm de largo x 3,2 mm de ancho, protegido por las brácteas lignificadas, el exocarpo con 5 costas perceptibles, coronado por los restos del disco y una protuberancia distal de hasta 1,8 mm conformada por la base del estilo y la corola persistente.

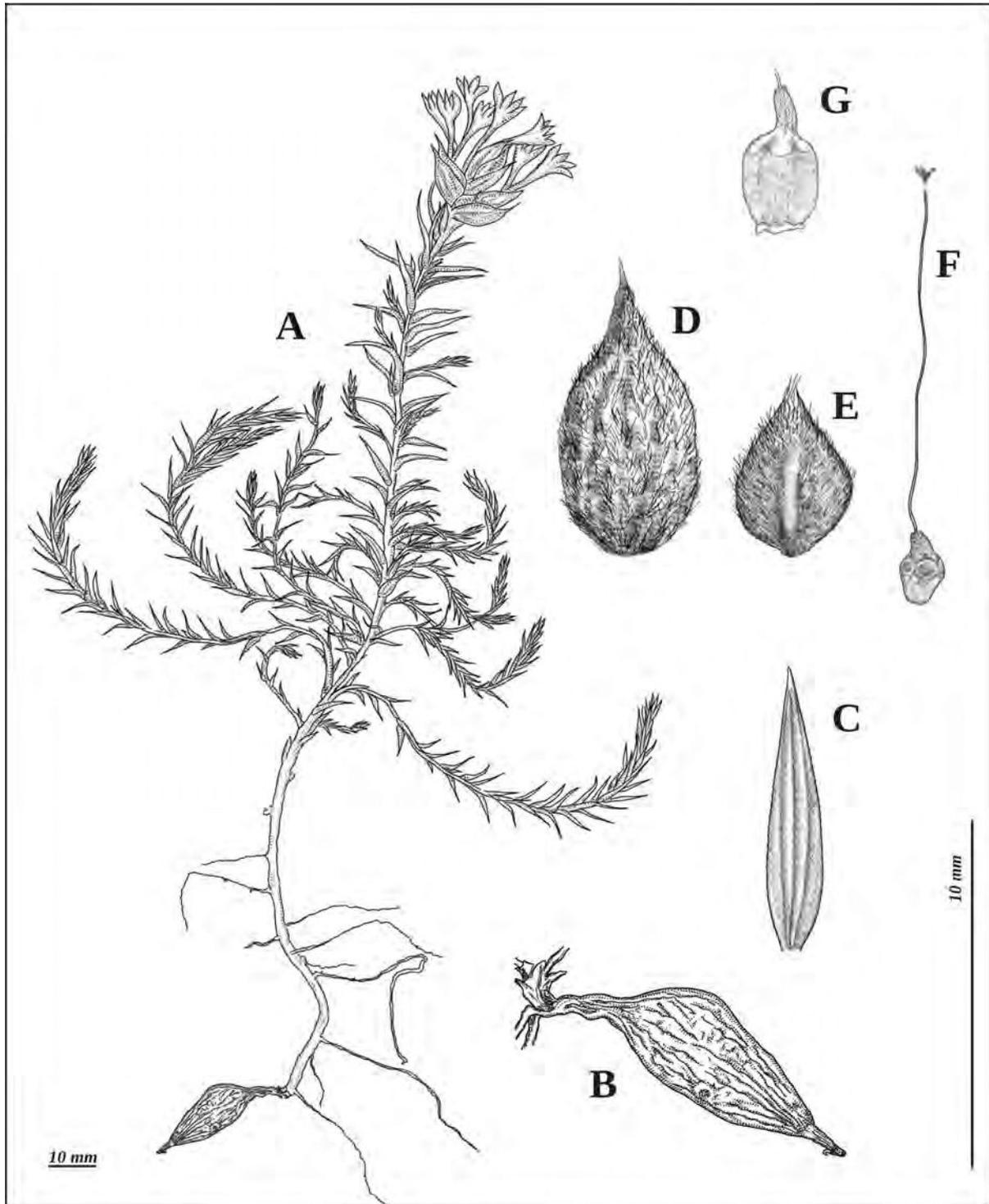


Figura 6.10 *Arjona tandilensis* Kuntze var. *tandilensis* A) porte de la planta, B) tubérculo; C) hoja; D) bráctea; E) bracteola; F) detalle del gineceo (ovario, estilo, estigma); G) fruto.

En esta tesis se proponen para la especie dos variedades que pueden distinguirse a partir de la siguiente clave dicotómica.

Clave para las variedades

3a.- Plantas con ramas procumbentes de aspecto aracnoideo; hojas lineares a linear-lanceoladas, pubérulas, papiráceas, erectas, con 3 venas visibles en la cara abaxial, la central prominente; brácteas aristadas **A. tandilensis** var. **tandilensis**

3b.- Plantas con ramas más o menos erguidas, en ocasiones con aspecto aracnoideo; hojas lanceoladas, glabras o glabrescentes, rígidas, recurvas, con venas marcadamente prominentes en la cara abaxial **A. tandilensis** var. **recurvata**

3a. Arjona tandilensis Kuntze var. **tandilensis**

Lectotipo: Argentina, Tandil, oct/1896. *Kuntze s/n* B100248136! (B). imagen digital. Aquí designado.

Isolectotipo: Argentina, Sierra de Tandil, nov/1892. *Kuntze s/n* (CORD 2291!); (LP 21041!). Aquí designados.

≡ *Arjona patagonica* Homb. et Jacq. var. *tandilensis* (Kuntze) Speg. Contribución al estudio de la Flora de Tandil 46. 1901.

≡ *Arjona tuberosa* Cav. var. *tandilensis* (Kuntze) G. Dawson. Revista Museo de La Plata, Secc. Bot. 6: 69. 1944.

Nombre vulgar

Macachín. Macachín del trigo.

Fenología

Florece entre los meses de octubre a diciembre, aunque en algunos de los especímenes consultados se observen una floración temprana que se inicia en el mes de septiembre y otros en los que se extiende, incluso, excepcionalmente hasta el mes de febrero (figura 6.11). En aquellos ejemplares con floración tardía es posible encontrar frutos en la base de las inflorescencias que aún tienen flores no fecundadas en su ápice.

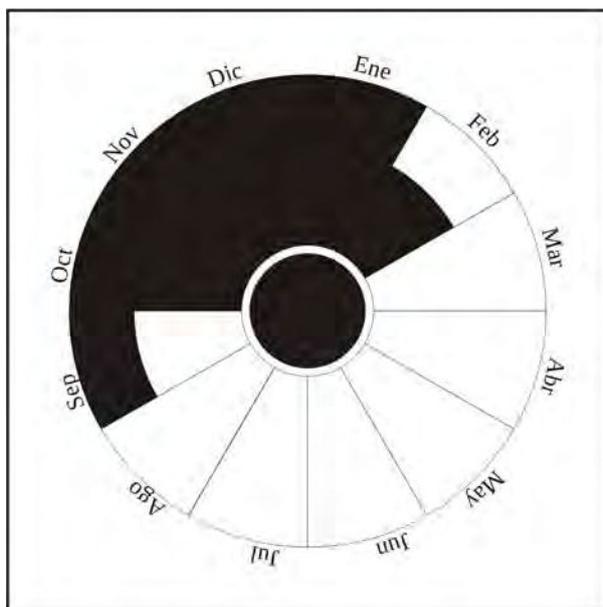


Figura 6.11 Rango de floración de *A. tandilensis* Kuntze.

Distribución geográfica

La distribución comprende en Argentina, las sierras de Tandil, Olavarría y Ventana en la provincia de Buenos Aires, la Sierra de Lihuel Calel en la provincia de La Pampa y las sierras de la provincia Córdoba, extendiéndose también a las llanuras de esa provincia. Existen registros para la precordillera que se concentran en la provincia de Mendoza, en el noroeste de las sierras de San Luis y, hacia el sur, aunque con menor frecuencia, en las provincias de Neuquén, Río Negro y Chubut hacia la costa atlántica en cercanías del Golfo Nuevo y el Golfo de San Matías. También ha sido colectada de manera ocasional en Chile en la Región Metropolitana cercana a la frontera con Argentina (figura 6.12).

Observaciones nomenclaturales

Kuntze (1893) en el protólogo hace referencia a las Sierras de Tandil como localidad de referencia. Existen tres ejemplares colectados por el autor que pueden ser considerados como sintipos. Uno depositado en el herbario del Jardín Botánico del Museo Berlín (B 100248136!) y otros dos depositados en el herbario de Córdoba (CORD 2291!) y en el herbario del Museo de La Plata (LP 21041!).

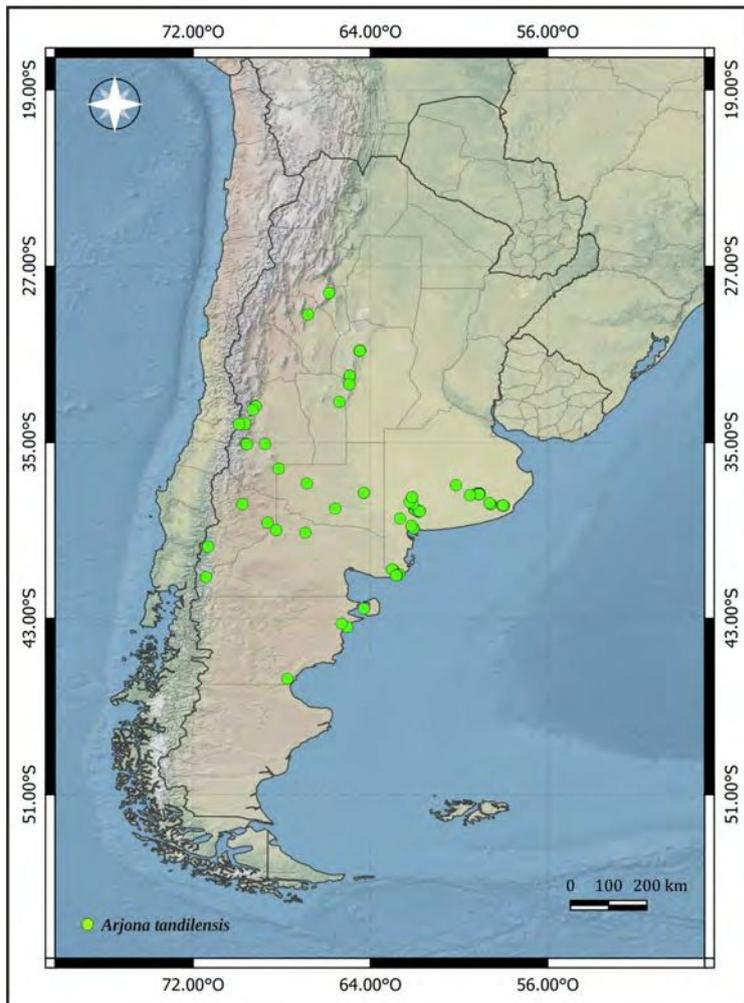


Figura 6.12 Mapa de distribución de *Arjona tandilensis* var. *tandilensis*

En esta tesis se designa como lectotipo al material depositado en B por constituir la institución donde se encuentran las colecciones del autor (figura 6.13).

Spegazzini (1901) propone, bajo *A. patagonica*, la combinación *A. patagonica* Homb. et Jacq. var. *tandilensis* (Kuntze) Speg, mientras que Dawson (1944), considerando su pubescencia y la presencia de tubérculos, establece la combinación *A. tuberosa* Cav. var. *tandilensis* (Kuntze) G. Dawson.

No existen, en mi opinión, razones para considerar a *A. tandilensis* bajo la sinonimia de una u otra especie.

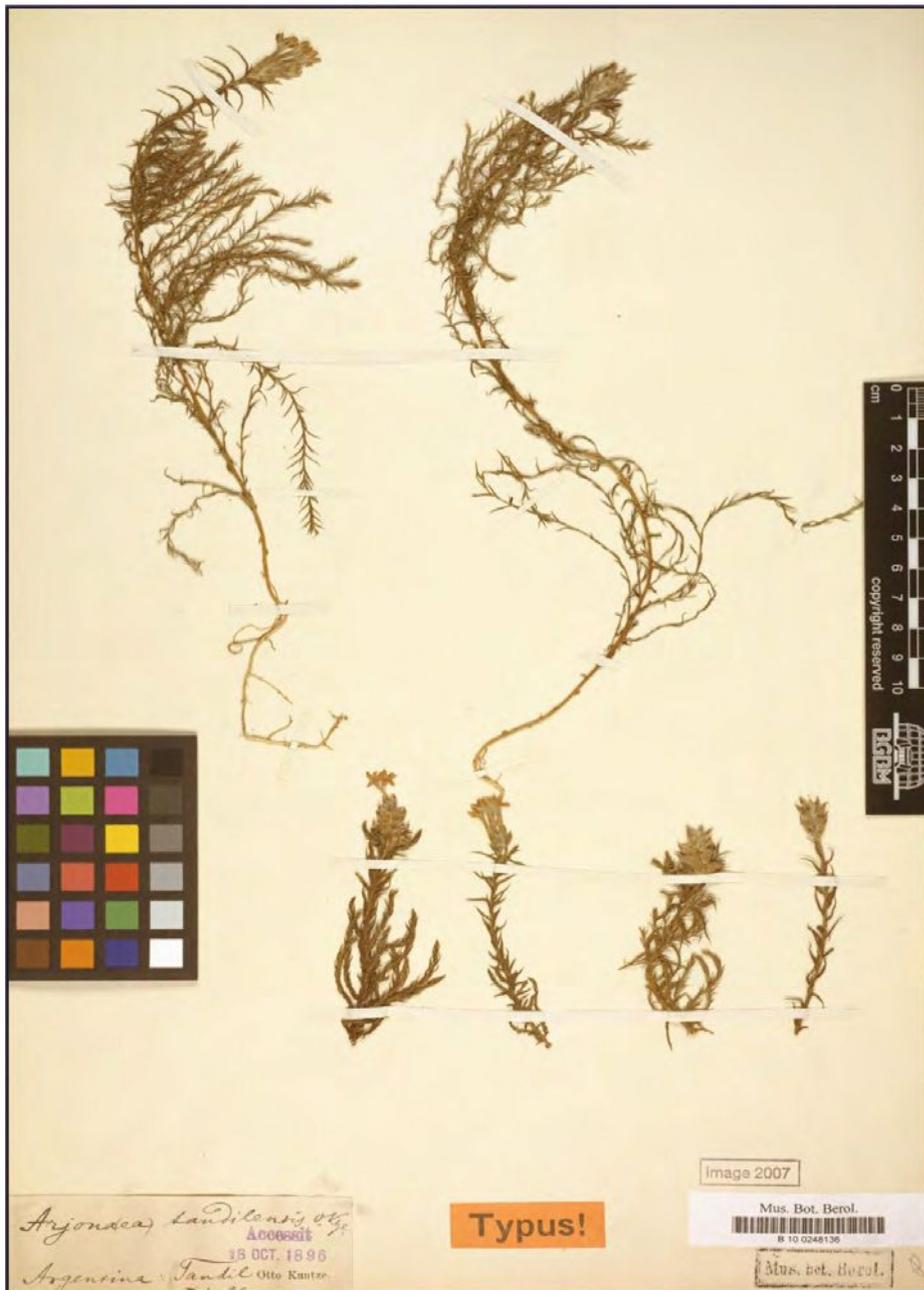


Figura 6.13 Lectotipo de *Arjona tandilensis* Kuntze. Aquí designado.

Las ramas procumbentes que le otorgan un porte más o menos aracnoideo permiten distinguir a *A. tandilensis*, tanto de *A. tuberosa* como de *A. patagonica*. Resulta llamativo que este carácter que, además, es notorio en los materiales tipo, no haya sido incluido en el protólogo de la especie ni en las descripciones sucesivas elaboradas por otros autores. Las hojas linear-lanceoladas y pubérulas, distantes entre sí y nunca imbricadas permiten distinguirla de *A. tuberosa*, que tiene hojas lanceoladas de pubescentes a tomentosas, mientras que de *A.*

patagonica puede diferenciarse porque las hojas de esta última especie son rígidas, patentes, glabras y en ocasiones con la base semiamplexicaule. Algunos de los ejemplares que distribuyen en la patagonia cordillerana de la provincia de Neuquén o que presentan una distribución atlántica que circunda las costas del Golfo Nuevo y del Golfo de San Matías, presentan hojas más coriáceas, rígidas, glabras o subglabras y algo reflexas.

Otras Consideraciones

La cartulina del ejemplar colectado por Stuckert (n.º 19269) en la localidad de Valle del Rodeo (Catamarca) y depositado en el herbario de Córdoba (CORD 88907) contiene dos ejemplares uno de ellos corresponde a *Arjona tandilensis* y el otro a *Arjona longifolia*. De la etiqueta del material no queda claro si ambos ejemplares fueron colectados en la misma localidad y montados por error en la misma cartulina al ser considerados como una misma especie. En ese caso, el registro para la provincia de Catamarca constituye un hallazgo.

Materiales revisados

ARGENTINA, BUENOS AIRES: Tandil, Cerro de la Azucena (37°18'53"S, 59°10'14"W) dic/1959. Ruíz Leal y Roig 20597 (MERL); Tandil, Los Nogales (37°19'09"S, 59°04'55"W) nov/1937. A. Pastore 1188 (LP 45006); Tandil, Los Nogales (37°19'09"S, 59°04'56"W) nov/1937. A. Pastore 1188 (SI); Tandil (37°20'34"S, 59°05'35"W) nov/1953. F. de Marco 61 (LP 930437); Partido de Tandil, Cerro Leones (37°18'48"S, 59°12'08"W) nov/1952. M. Job (LP 906514); Sierra de Tandil, cumbre del cerro del parque (37°20'26"S, 59°08'12"W) nov/1919. Parodi 1652 (LP 44033); Tandil, Sierras de Tandil, Villa del Lago (37°20'34"S, 59°07'43"W) oct/71. Frangi, 209 (LP); Partido de Tandil, Cerro de la Cascada (37°21'49"S, 59° 5'53"W) nov/1940. Cabrera 6889 (LP 38475); Pdo. Tandil, Sierra el Horizonte, camino de Tandil a Juárez (37°21'36"S, 59°05'93"W) 180 msnm. oct/1965. F. Vervoorst 6900 (LIL 562432); Sierras de Tandil (37°20'46"S, 59°07'06"W) oct/1970. Cabrera y Fabris 20855 (LP); Sierra de Tandil (37°21'12"S, 59°04'51"W) nov/1925. Hosseus 191 (CORD); Tandil. Cerro de las Ánimas (37°20'54"S, 59°06'18"W) oct/1962. Rosa Subils 526 (CORD); Tandil, El Dique (37°20'36"S, 59°07'39"W) A. Torres 1046 (LP); Tandil (37°21'44"S, 59° 5'41"W) oct/1970. A.L. Cabrera y H.A. Fabris 20855 (P 5338182); Tandil (37°21'38"S, 59° 5'34"W) nov/1892. O. Kuntze s/n (US 701433); Tandil (37°21'44"S, 59° 5'36"W) nov/1892. O. Kuntze s/n (US 701434); Vela, ¿Ferrocarriles del Sur? (37°23'58"S, 59°30'41"W) dic/1911. Stuckert 22324 (CORD); Pdo. Balcarce, Laguna La Brava, Sierra Piedra Naranja (37°52'11"S 57°59'24") 100 msnm. oct/2010. Zuloaga y Deginani 12203 (SI 122049); Balcarce, Sierra el Volcán (37°52'01"S, 58°03'07"W) oct/1934. Boffa 336 (LP 21045); Partido de Balcarce, Sierra del Sombrero (37°48'50"S, 58°34'19"W) oct/1943. Hunziker 4557 (CORD); Pdo. Balcarce, Sierra del Sombrero (37°48'50"S, 58°34'19"W) oct/1943. Huntziker 3758 (CORD); Balcarce, Sierra del Sombrero (37°45'19"S, 58°37'28"W) oct/1943. A. T. Hunziker 3758 (US 1902354); Partido de Balcarce, Sierra La Vigilancia (37°51'43"S, 58°01'03"W) oct/1994. Pedersen,

16164 (BA 81499A); Partido de Balcarce, Sierra La Vigilancia (37°51'43"S, 58°01'03"W) oct/1994. Pedersen, 16164 (CTES 241860); Partido de Tornquist, Choique (38°28'12"S, 62°39'44"W) nov/1940. Cabrera 6724 (LP); Partido de Tornquist, Sierra de la Ventana, Cerro de la Ventana (38°02'49"S, 62°01'09"W) nov/1938. Cabrera 4745 (LP 23103); Partido de Tornquist, Sierra de la Ventana (38°07'39"S, 61°46'24"W) nov/1941. Dawson y Nuñez 64 (LP 51107); Partido de Tornquist, Sierra de la Ventana, Parque Provincial (38°03'56"S, 62°00'04"W) oct/1909. Cabrera 5290 (LP 30051); Pdo. Tornquist, Sierra de la Ventana, Parque Provincial E. Tornquist (38°03'58"S, 62°00'03.08"W) sep/1981. Proyecto Ventania 1045 (LP); Partido de Tornquist, Sierra de la Ventana, Parque Provincial E. Tornquist (38°03'58"S, 62°00'2.69"W) sep/1981. Proyecto Ventania, 1049 (LP); Sierra de la Ventana, Reserva Integral La Blonqueada (38°07'10"S, 61°50'48"W) nov/1975. Frangi *et al.* 599 (LP); Pdo. Tornquist, Sierra de la Ventana (38°08'09"S, 61°46'37"W) nov/1937. Miccio Peralta 90 (SI 216554); Sierra de la Ventana (38°09'30"S, 61°49'15"W) oct/1961. Fabris, 2664 (LP 929039); Sierra de la Ventana, Sierra Central (38°07'41"S, 61°46'54"W) dic/1895. Alboff 210 (CORD); Sierra Ventana (38°07'19"S, 61°50'48"W) nov/1925. Hosseus 171 (CORD); Sierra de la Ventana (38°07'20."S, 61°50'48"W) nov/1925. Hosseus 171 (CORD); Sierra Ventana (38°08'12"S, 61°46'33"W) nov/1895. s/leg. (LPS 11716); Pigüé, Sierra Bravard, Arroyos 7y8 (37°47'44"S, 62°05'35"W) nov/1928. A. Scala s/n (LP 21044); Pigüe, Sierra del Cura-Malal (37°29'25"S, 62°07'15"W) 600 msnm. nov/1932. Parodi 10365 (CTES 152049); Cerro Cura-Malal Grande (37°43'17"S, 62°14'14"W) 700 msnm. dic/1928. A. Scala s/n (LP 21043); Sierra de Cura-Malal (37°29'22"S, 62°07'13"W) dic/1899. s/leg., LPS 12487 (LP); Sierra de Cura-Malal (37°29'22"S, 62°07'13"W) dic/1899. s/leg., LPS 11250 (LP); Sierra Baya (36°56'18"S, 60°08'44"W) Castellanos 24/1802 (BA); Bahía Blanca, Punta Alta (38°54'39"S, 62°03'33"W) nov/1940. Parodi 13866 (LIL 588711); Bahía Blanca, Punta Alta (38°54'39"S, 62°03'33"W) nov/1940. Parodi 13866 (CTES 151770); Partido de Bahía Blanca, Punta Alta (38°47'33"S, 62° 8'44"W) nov/1940. Cabrera 6596 (LP 39904 A/B); Carmen de Patagones, Bahía de San Blas (40°48'51"S, 62°57'50"W) oct/1874 /26.11.1874. Grisebach s/n (LP 33092 pp.); Carmen de Patagones, patagonia (41°00'25"S, 62°42'11"W) sep/1874. C. Berg s/n (CORD 88842); Carmen de Patagones, a 25km en el SE. (40°47'03"S, 63°01'33"W) nov/1963. Fabris y Schwabe 4927 (LP). Buenos Aires s/ localidad. Claraz 1870 (P 5338184).

CATAMARCA: Valle del Rodeo (28°12'40"S, 65°52'00"W) dic/1908. Stuckert 19269 (CORD 88907 pp. LIL 9433). **CHUBUT:** Dpto. Rawson, Playa Magaña (43°22'43"S, 65°02'46"W) oct/1993. Forcone 38 (CORD); Dpto. Viedma, ruta provincial N°2, Puerto Pirámide (42°32'39"S, 64°17'29"W) oct/1993. Forcone 40 (CORD); Dpto. Rawson, 15km al sur de Trelew, sobre ruta nacional N.º 3 (43°14'53"S, 65° 18'11"W) 22 msnm. nov/2005. Cocucci, Sércic, Paiaro, Casacov 3772 (CORD); Escalante, Bahía Solano (45°44'24"S, 67°44'47"W) nov/1965. E. M. Kreibohm 209 (US 2568393). **CÓRDOBA:** Depart. Punilla, Sierra Chica, Cerro Uritorco, frente a Capilla del Monte (30°51'01"S, 64°29'30"W) 1500 msnm. dic/1950. Hunziker 8556 (CORD); Sierra Chica, Cerro Uritorco, falda occidental (30°49'40"S, 64°27'56"W) 1600 msnm. ene/1965. Hunziker 18041 (CORD); Valle de Punilla, Capilla del Monte, cerca del cerro Uritorco (30°50'40"S, 64°28'40"W) nov/1917. Hosseus 1064 (CORD); Dpto. San Javier, Sierra Grande (falda oeste), Cuesta de las Cabras, al pie del Cerro Champaquí (31°58'53"S, 64°55'59"W) ene/1952. Hunziker 9698 (CORD); Champaquí, Sierra Achala (32° 0'24"S, 64°56'28"W) ene/1877. Hieronymus 792 pp. (CORD); Champaquí, Sierra Achala (32°00'25"S, 64°56'35"W) feb/1877. Hieronymus 992 pp. (CORD); Sierra de Achala, Champaquí (31°58'60"S, 64°55'60"W) ene/1877. Hieronymus 174 (P 5338177); s/ localidad, ene/1877. Hieronymus 792 (US 280867). **LA PAMPA:** Dpto.

Utracán, Padre Buodo, 10km al norte, sobre Ruta Nac. 35 (37°17'42"S, 64°17'56"W) nov/1978. Troiani *et al.* 6026 (CORD); Dpto. Utracán, Ruta 35 km 254, 10km. al norte de Padre Buodo (37°17'37"S, 64°18'1"W) nov/1978. Bernardello, Steibel, Troiani y Mtnez 123 (CORD); Depto. Chical-Co, cerro Torres (36°11'30"S, 68°08'28"W) 1100 msnm. nov/1968. Cabrera y Sagastegui, 19423 (LP); Depart. Lihuel Calel, Sierras de Lihuel Calel (38°00'53"S, 65°35'12"W) oct/2978. Steibel *et al.* 5966 (CORD); Estación La Pampa ene/1916. Pico 12 (LP); Parque Luro, entre Gral. Acha y Santa Rosa (36°52'05"S, 66°51'52"W) nov/1959. Burkart s/n (SI 20475; P 5338138). **LA RIOJA:** Dpto. Capital, El Cantadero (29°11'00"S, 66°48'44"W) 1200 msnm. dic/1941. T. Meyer 3929 (US 1909105). **MENDOZA:** Tupungato, El Alambre Atravesado, Estancia La Vila (33°22'32"S, 69°10'06"W) dic/1935. Ruiz Leal 2809 (LP 45005); Tupungato, Media Luna, Estancia La Vila (33°22'16"S, 69°11'12"W) dic/1934. J.V. Salinas 2813 ex herb. Ruíz Leal (LP 45007); Tupungato, La media Luna, Estancia La Vila (33°22'16"S, 69°11'12"W) dic/1934. J.V. Salinas 2813 (MERL); Tupungato, Estancia Vila, El Alambre Atravesado (33°22'32"S, 69°10'06"W) dic/1934. Ruíz Leal 2809 (LP 3168); Tunuyán, Los Árboles (33°32'19"S, 69°18'40"W) oct/1934. Ruíz Leal 2316 (MERL); Cordillera del Portillo de La Llaleta entre El Paso del Portillo y La Laguna del Diamante (34°09'21"S, 69°39'33"W) 3321-4300 msnm. mar/1900. Kurtz 11058 (CORD 88883); Valle Atuel, cercano a El Sosneado (35°03'04"S, 69°36'54"W) 1600 msnm. nov/1995. Böcher, Hjerting y Rahn 998 (SI 212740); San Rafael, Cuadro Benegas, Puesto Cañada del Agua, aproximadamente 5km al NE de El Sosneado (35°04'33"S, 69°34'51"W) nov/1982. L.A. Ciccarelli y L.A. del Vitto s/n, MERL 34252 (LP); Dpto. San Rafael, Salto el Nihuil (35°03'38"S, 68°45'38"W) dic/1950. Armando Reales 2012 (LIL 383109); Mendoza. W. Díaz s/n (SGO 47702). **NEUQUÉN:** Limay (38°59'45"S, 68°15'07"W) dic/1897. s/leg., LPS 11243 (LP); Rincón Grande (41°08'00"S, 71°24'59"W) 800 msnm. dic/1940. Neumeyer 372 (LP 40998); Lago Huechulafquen (39°45'06"S, 71°19'59"W) ene/1945. O'Donell 2281 (LIL 120635); Dpto. Confluencia, la barda (38°39'03"S, 68°38'05"W) nov/1972. L.A. Mroginski y A. Fernández 22475 (CTES 152043). **RIO NEGRO:** Dpto. Gral Roca, Los Chichinales (39°06'45"S, 66°55'56"W) nov/1972. Krapovickas, Cristobal, Mroginski y Fernández 22541 (CTES 152048); Dpto. Adolfo Alsina, Viedma, Balneario El Cóndor (41°01'46"S, 62°48'17"W) nov/1968. Cabrera, Fabris y Sagastegui 19572 (LP); Viedma, médanos del Faro (41°03'29"S, 62°50'19"W) nov/1928. Castellanos s/n (BA 28/1107); Valle del Río Negro (37°48'37"S, 69°46'36"W) 250-360 msnm. oct/1914. W. Fischer 30 (US 704194). **SAN LUIS:** Dpto. Gral. Pedernera, Cerro El Morro, Estancia La Morena (33°10'04"S, 65°24'03"W) 1100-1400 msnm. dic/1957. Hunziker 12646 (CORD); Dpto. Junín, Sierra de Comechingones (falda oeste), cerca de la cumbre, subiendo desde El Rincón (32°22'22"S, 64°57'24"W) feb/1956. Hunziker 11806 (CORD). **SIN LOCALIDAD:** s/ localidad jun/1900. Otto Asp. s/n (LPS 11253); s/ localidad, nov/1874. Grisebach s/n (LP 33091 pp.); s/ localidad Herbario Dr Arechavaleta. Plantae Uruguayanae. (LP 21042). **CHILE, REGIÓN METROPOLITANA DE SANTIAGO:** Río Maipo: camino al refugio Cruz de Piedra (34°10'50"S, 69°55'41"W) 2010 msnm. feb/2009. Proyecto Maipo-Andino, S. Teillier, F. Romero, I Goic y X. Romero 5706 (CONC 183889).

3b. *Arjona tandilensis* Kuntze var. *recurvata* C. Zavaró, nov. var. (figura 6.14).

Holotipo: Argentina, Neuquén, Zapala, El Sauce (39°02'10"S, 70°01'45"W) dic/1952. *Cabrera 11166* (LP 676175!).

Herbs with erect branches, rarely procumbent and floriferous. Leaves with blades lanceolate, coriaceous, markedly recurvate, glabrous to glabrescent.

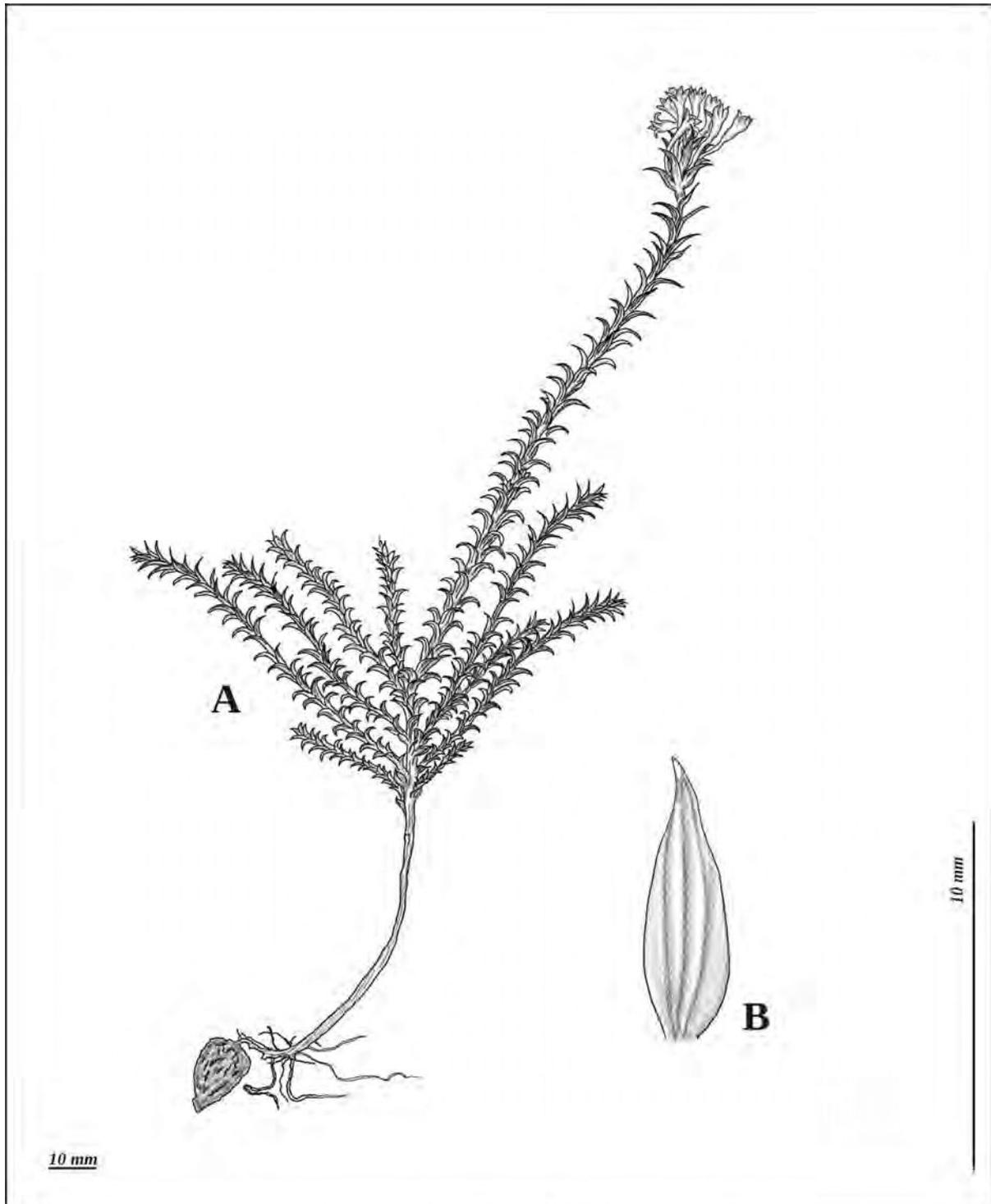


Figura 6.14 *Arjona tandilensis* Kuntze var. *recurvata* C. Zavaro A) porte de la planta. B) hoja.

Esta variedad se distingue por presentar rasgos marcadamente xeromorfos con ramas laterales en ocasiones floríferas provistas de hojas coriáceas, rígidas, lanceoladas o en ocasiones ovado-lanceoladas, glabras o excepcionalmente glabrescentes y recurvadas tal como se observa en el material tipo (figura 6.15). A menudo se observan exudaciones blanquecinas sobre el limbo, venas y los márgenes de las hojas en ambas caras.



Figura 6.15 Holotipo de *Arjona tandilensis* Kuntze var. *recurvata* C. Zavaro

Etimología

El nombre que he elegido para la variedad proviene del latín *curvus* y alude al carácter marcadamente recurvado de sus hojas.

Fenología

La floración comprende los meses de noviembre a enero y queda comprendida en el rango de floración de *A. tandilensis* var. *tandilensis*.

Distribución geográfica

Restringida a la región de la precordillera andina en las localidades de Zapala, Sierra Auca y Mahuida en Neuquén, Argentina, por lo que constituye un endemismo (figura 6.16).



Figura 6.16 Mapa de distribución de *Arjona tandilensis* var. *recurvata*

Materiales revisados

ARGENTINA, NEUQUÉN: Parque Nacional Laguna Blanca (39°01'37"S, 70°21'19"W) ene/1958. Perrone 1027 (BA 58877); Zapala, Laguna Blanca (39°01'18"S, 70°19'45"W) dic/1965. Navas 59 (LP); Zapala, El Sauce (39°02'10"S, 70°01'45"W) dic/1952. Cabrera 11166 (LIL 517547); Zapala, cerca de Zapala (38°54'42"S, 70°03'17"W) dic/1981. Cabrera, Botta, Ezcurra y Kiesling 32842 (SI 216552); Zapala, Cerro Lobena (38°58'08"S, 70°04'13"W) nov/1925. Comber 129 (E 399353); Sierra Auca Mahuida (37°45'07"S, 68°54'19"W) dic/1981. Fabris 859 (LP 894793); Sierra Auca Mahuida (37°45'07"S, 68°54'19"W) nov/1953. Fabris 869 (LP 894795); Sierra Auca Mahuida (37°45'07"S, 68°54'20"W) nov/1953. Fabris 892 (LP 894799); Sierra Auca Mahuida (37°45'07"S, 68°54'19"W) nov/1953. Fabris 939 (LP 894377); Sierra Auca Mahuida (37°45'07"S, 68°54'20"W) nov/1953. Fabris 948 (LP 894335); Dpto. Aluminé, cerca de Primeros Pinos (38°54'34"S, 70°36'58"W) dic/1981. Cabrera, Botta, Ezcurra y Kiesling 32863 (SI 216553). **SIN LOCALIDAD:** s/ localidad, s/leg. (BA 40887).

4.- *Arjona patagonica* Homb. et Jacq. ex Hook. f. Flora Antarctica 2: 342. 1847. (figura 6.17).

Lectotipo: Chile, Détroit de Magellan, Havre Pecket. In arenosis Portus Pecket, 1841. *Hombron 133*. (P 5338196!) imagen digital. Aquí designado.

Sintipos: Chile, Cape Fairweather, s/fecha. *Capt. King s/n* (Herbarium Hookerianum 1867) (K 573526!; K 573527!; K 573528!) imagen digital.

≡ *Arjona tuberosa* Cav. var. *patagonica* (Homb. et Jacq.) DC. Prodrum Systematis Naturalis Regni Vegetabilis. 14: 627. 1867.

Hierbas gráciles, de (6,8) 9-12 (15,2) cm de altura. Rizomas rastreros, fusiformes, alargados, de 24-50 mm de largo x 3-4 mm de ancho, perpendiculares al eje del rizoma o prolongándose en su extremo, rugulosos en su superficie en material herborizado. Vástagos con ramas laterales ascendentes dando la apariencia de un candelabro laxo, glabros, las ramas laterales estériles y subtendidas por una hoja ovado-lanceolada, glabra, sésil, de hasta 8,5mm de largo. Hojas adnatas a las ramas, algo distantes entre sí y yuxtapuestas de tal modo que el ápice de la hoja solapa la base de la adyacente, en ocasiones levemente imbricadas hacia el ápice de las ramas, lanceoladas o levemente oblanceoladas, patentes, de 4-5,3 mm de largo x 1-1,8 mm de ancho, coriáceas, glabras, agudas, terminando en un mucrón pungente, amarillento, campilódromas, con 3 (5) venas visibles y muy prominentes en la cara abaxial, curvinervias y convergentes hacia el ápice, a menudo con un par más externo inconspicuo fusionándose con el margen; las hojas distales en el vástago, alcanzando la base de la inflorescencia, rara vez

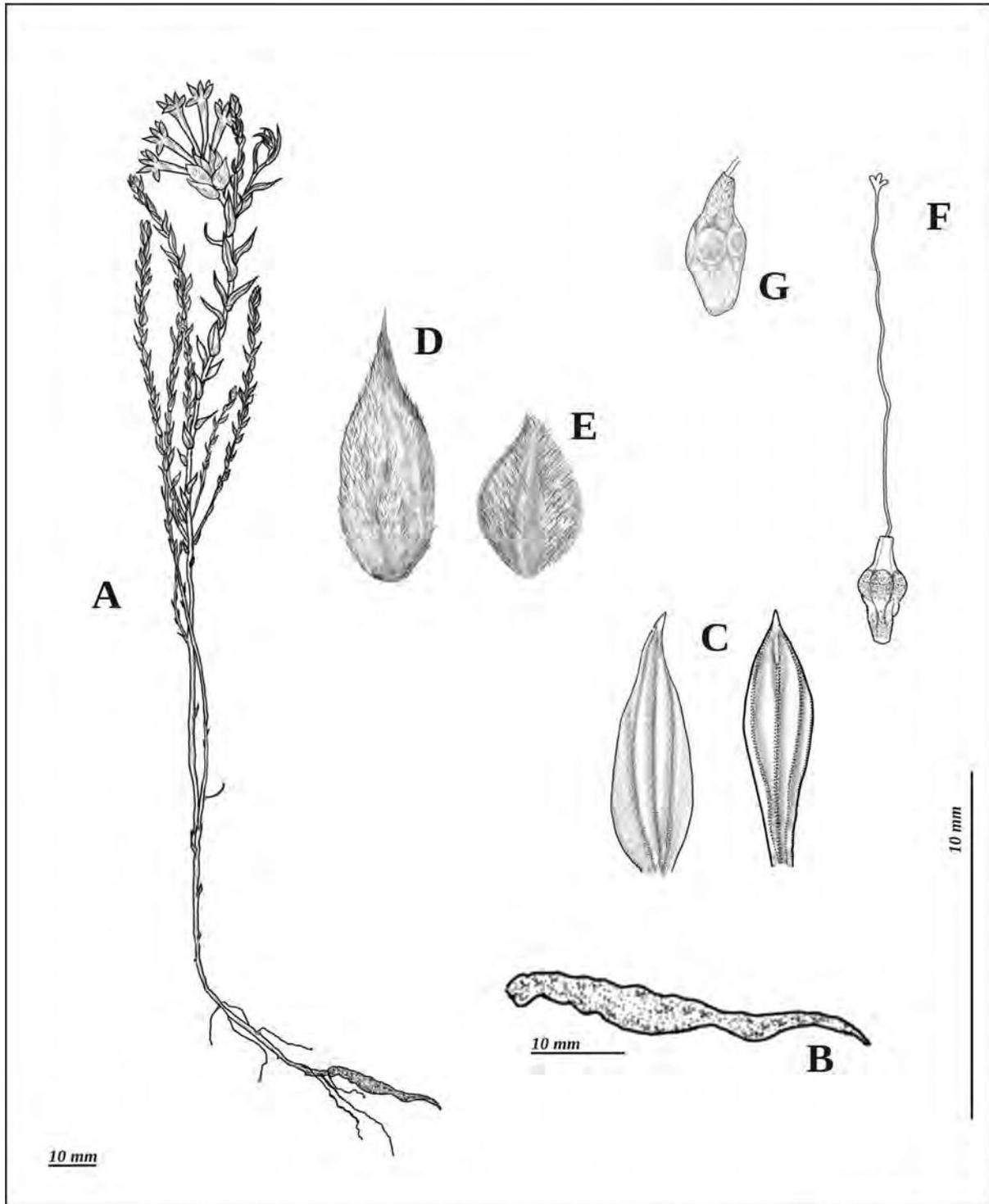


Figura 6.17 *Arjona patagonica* Homb. et Jacquinot ex Hook f. A) porte de la planta, B) tubérculo; C) hojas; D) bráctea; E) bracteola; F) detalle del gineceo (ovario, estilo, estigma); G) fruto.

con un breve pedúnculo de hasta 2 mm de largo, lanceoladas, de 10,5-13 mm de largo x 0,4-0,6 mm de ancho, patentes. Espigas corimbiformes, únicamente en el vástago central,

plurifloras con 8-10 (15) flores, densifloras, algo más laxas en su base; brácteas ovado-lanceoladas, de 5-7 mm de largo x 1,5-4,2 mm de ancho, de pubérulas a pubescentes en la cara externa, glabras en la interna, 3-nervias, el nervio central excurrente en una arista de hasta 3mm de largo; bracteolas ovadas, de 2-3,6 mm de largo x 1,7-2 mm de ancho, agudas y algo laciniadas en el ápice, pubérulas o pubescentes en la cara externa. Flores con corolas blanquecinas o más o menos purpúreas, pardas en material herborizado, pubescentes, de 10,3-13,6 mm de largo, lóbulos de 3,3-5,6 mm de largo x 1,2-1,7 mm de ancho, agudos; estambres con filamentos de hasta 0,5 mm, anteras de 1,2-1,6 mm de largo, algo apiculadas en su base; ovario ovoide, más o menos cónico, ensanchado en el ápice, de 1-2,5 mm de largo x 1,5-2,1 mm de ancho, estilo de 5,7-8,7 (10) mm de largo, sin alcanzar la altura de las anteras, estigma 3-lobado, con lóbulos de 0,2-0,5 mm de largo. Fruto de hasta 3 mm de largo x 2 mm de ancho, el exocarpo con 5 costillas perceptibles, coronado por los restos del disco y por una protuberancia distal de hasta 0,5 mm conformada por la base del estilo y la corola persistente.

Fenología

Florece entre los meses de noviembre a febrero, aun cuando existen registros de ejemplares con floración temprana a fines del mes de octubre y otros individuos en los que ésta se prolonga hasta los primeros días del mes de marzo (figura 6.18). En un ejemplar colectado en Río Gallegos en junio de 1903, se observan flores, lo que resulta atípico para el género.

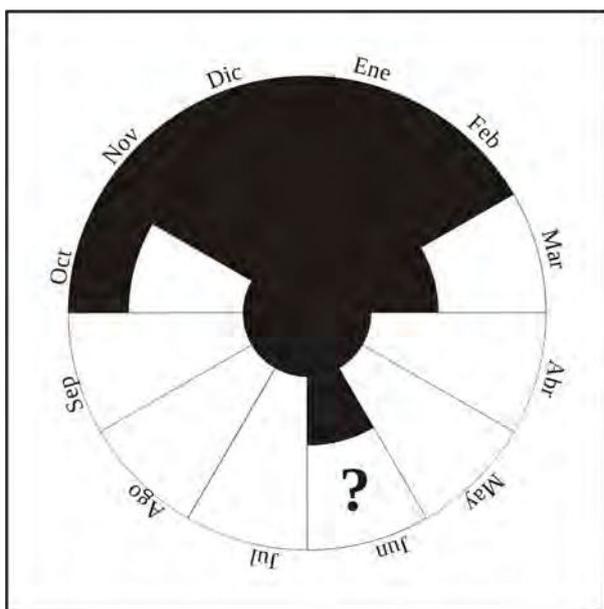


Figura 6.18 Rango de floración de *A. patagonica*

Distribución Geográfica

La especie se distribuye en las provincias de Santa Cruz y Tierra del Fuego en Argentina, así como en la XII Región de Magallanes en Chile. El área de distribución comprende tanto la zona cordillerana como la estepa patagónica argentina (figura 6.19). Crece sobre suelos arenosos, a menudo asociada a comunidades de *Empetrum* sp. y a coirones en la estepa duriherbosa. En el territorio argentino de la isla de Tierra del Fuego se ha encontrado en pastizales, arbustales de mata negra pastoreados y bosques de ñire intervenidos por castores.

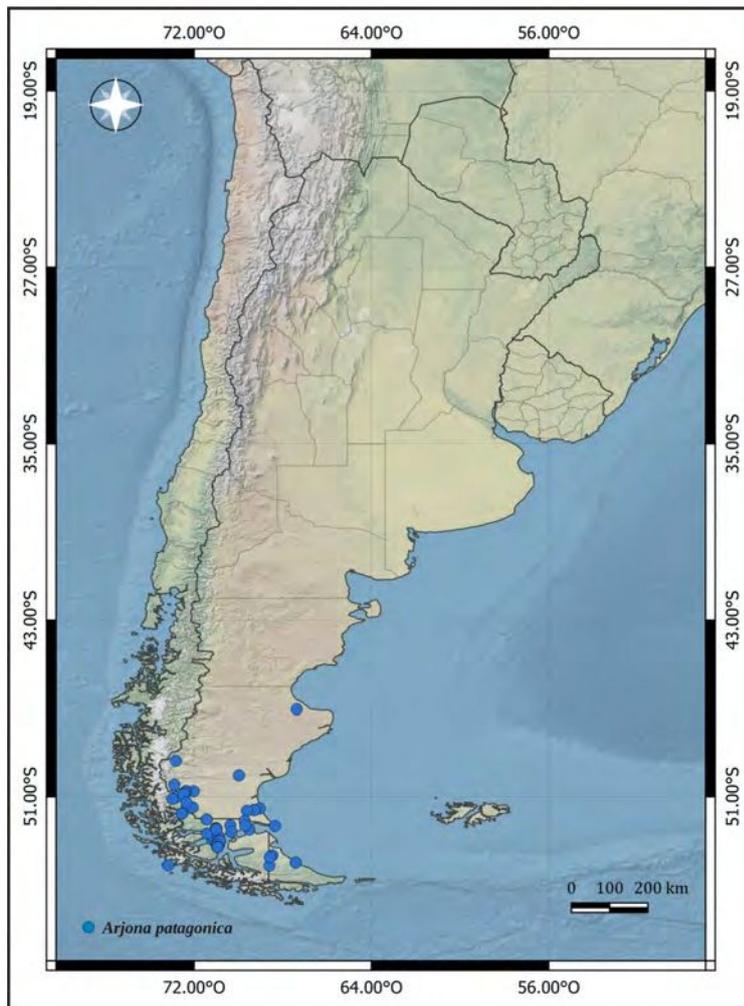


Figura 6.19 Mapa de distribución de *Arjona patagonica*

Observaciones nomenclaturales

En 1846 la editorial Gide et C^{ie}, Éditeurs publica un Atlas titulado “Voyage au Pole Sud et dans L’Océanie” con ilustraciones de plantas provenientes fundamentalmente de Oceanía

entre las que se incluye la lámina de una planta colectada en América del Sur (“*Ad portum magallanicum Peckett*”). La ilustración es aparentemente realizada por Hombron -su colector- y rotulada como *Arjoona patagonica*, pero sin que esté acompañada de descripción alguna. La misma ilustración fue posteriormente incluida en una nueva versión del Atlas publicado por la editorial Gide et J. Baudry, Éditeurs (Jacquinot, 1852) dedicada a las plantas sudamericanas colectadas en esa expedición. La obra, que fue supervisada por Jacquinot, se ha convertido en referencia de la publicación de la especie aun cuando la imagen es idéntica a la publicada en la versión del atlas de 1846 y tampoco estuvo acompañada de descripción alguna.

Un año más tarde, y debido a la muerte de Hombron, se le encarga a Joseph Decaisne concluir el trabajo en un nuevo volumen que fue publicado en 1853. En esa obra además de incluirse una descripción en latín de *A. patagonica*, se hace referencia explícita a la ilustración publicada en el volumen del año anterior y se aclaran los detalles de esa lámina que, por otra parte, habían sido omitidos en las ediciones anteriores. No obstante la descripción original de *A. patagonica* fue publicada por Hooker (1847) en la Flora Antártica, presuntamente sobre la base de la ilustración publicada en el “*Viaje al Polo Sur*” al que cita, adjudicándole en base a esa lámina la especie a Hombron y Jacquinot. Si bien Decaisne (1853) en el prólogo del Atlas aclara explícitamente haber consultado las descripciones publicadas por Hooker (1847) en la Flora Antártica, la mención de Decaisne ha sido prácticamente ignorada y la especie, incluso en obras recientes, entre ellas la Flora del Cono Sur (Zuloaga *et al.*, 2008), paradójicamente, se le ha adjudicado a Decaisne.

Teniendo en cuenta que la primera descripción ha sido realizada por Hooker en la Flora Antártica y que ésta es idéntica a la publicada por Decaisne años más tarde, el nombre correcto para la especie es: *Arjona patagonica* Homb. et Jacq. ex Hook. *f.*

Por su parte, Hooker (1847) en el protólogo de la especie refiere haber examinado, además de la lámina de Hombron, otros ejemplares coleccionados por el capitán King en la costa patagónica, destacando la afinidad de éstos con *A. tuberosa* Cav., e incluso comentando que posiblemente pudieran constituir una variedad de esta última especie. Si bien Hooker no cita explícitamente los especímenes es muy probable éstos se correspondan con los ejemplares K573526!, K573527! y K573528! colectados en la localidad de Cabo del Buen Tiempo (Cape

Fairweather) y despositados en K. Todos ellos están montados en una misma cartulina que contiene un sello del herbario hookeriano con el número 1867 que los legitima y que hace suponer que fueron consultados por Hooker, razón por la que deberían ser considerados como sintipos.

En esa misma cartulina también existe al menos un ejemplar cuya etiqueta remite a Lechler 1129! y que parece haber sido colectado en Punta Arenas (“*Sandy Point*”). Del espécimen de Lechler existen, a su vez, varios duplicados depositados en otros herbarios. No obstante, y teniendo en cuenta que la localidad de Punta Arenas no es mencionada en el protólogo, estos ejemplares (Lechler 1129!; P 5338193!; P 5338194!; B 101154079!; B 101154080! y SGO 47697!) deberían excluirse de la nómina de los materiales tipos.

Existe un ejemplar de *A. patagonica* que se encuentra depositado en el Museo de París (P 5338196!) cuya etiqueta se corresponde tanto con la fecha de la expedición del viaje de Hombron y Jacquinot al estrecho de Magallanes, como con la localidad de Puerto Pecket citada en el pie de figura del Atlas. El material fue colectado en 1841 por Hombron con el número 133. Teniendo que la localidad es citada por Hooker (1847) en el protólogo de la especie, considero que este espécimen debe ser considerado como lectotipo de la especie, y en consecuencia, es designado como tal en esta tesis (figura 6.20).

Observaciones Morfológicas

Si bien *A. patagonica* ha sido considerada por de Candolle (1867) como una variedad de *A. tuberosa* (*A. tuberosa* var. *patagonica*) y también ha sido confundida con *A. ruscifolia*, especie que ha sido incluida en su sinonimia, es posible diferenciarla de ambas. De *A. tuberosa* se distingue por ser plantas glabras con entrenudos más espaciados cuando en *A. tuberosa* las hojas son imbricadas y tomentosas. De *A. ruscifolia*, que también es glabra, difiere por tener hojas lanceoladas u oblanceoladas, en algunos ejemplares, más o menos adnatas a las ramas con tres venas conspicuas, cuando en *A. ruscifolia* las hojas son de ovadas a ovado-lanceoladas, rígidas, semiamplexicaules y con 5-7 venas marcadamente prominentes. A pesar de las diferencias morfológicas existentes entre estas especies, en algunos ejemplares

que distribuyen en localidades donde se solapan el área de distribución de cada una, en el extremo sur de América del Sur, se observan especímenes con rasgos intermedios.

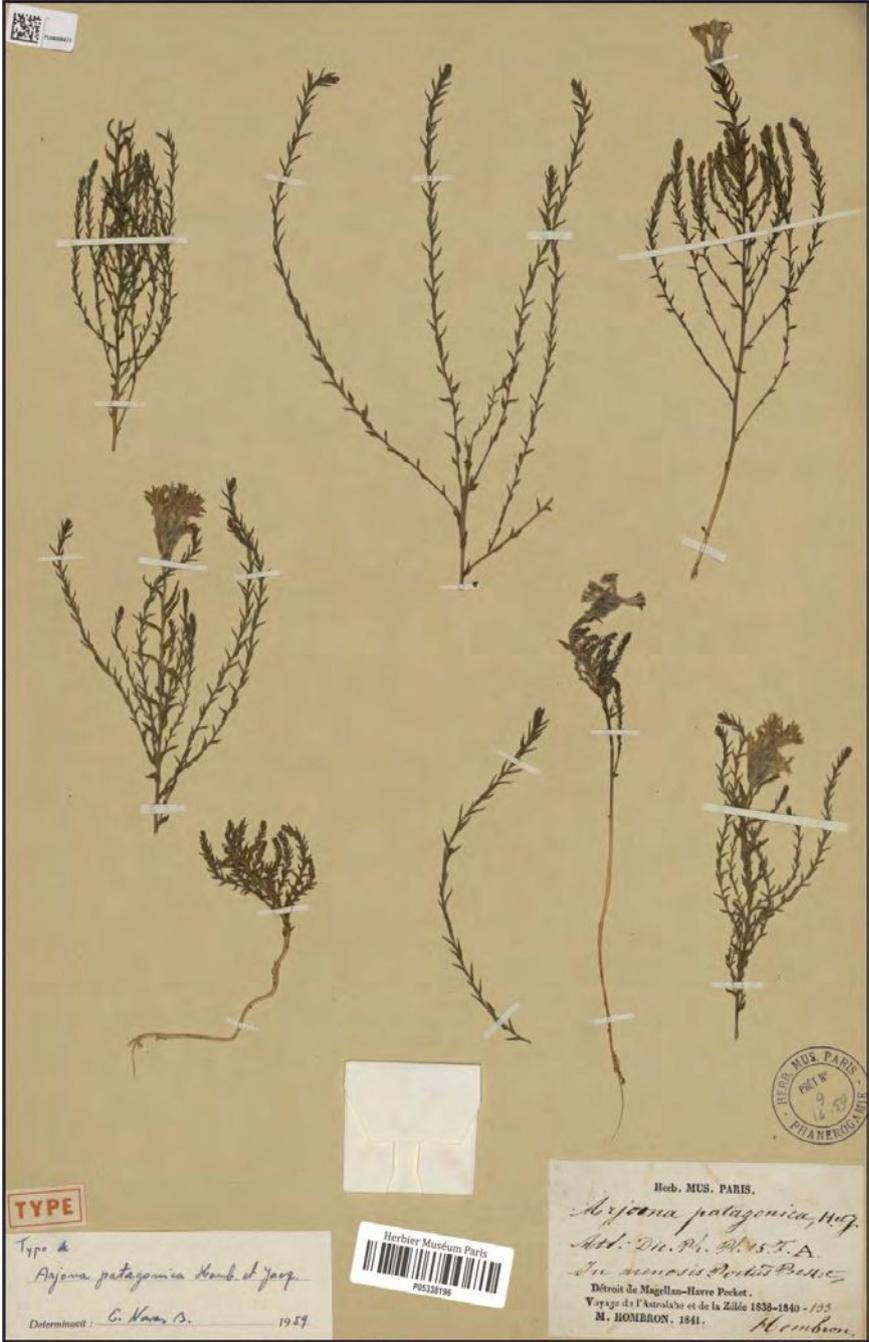


Figura 6.20 Lectotipo de *Arjona patagonica* Homb. et Jacquinot ex Hook f. Aquí designado.

Aun cuando *A. patagonica* se caracteriza por su hábito grácil, con forma de candelabro muy laxo y hojas más o menos distantes entre sí, algunos ejemplares (e.g. MERL 27021; MERL

28339; MERL 30812 pp; CORD 88855; CORD 88857; LIL 355603, BA 7682), confinados a la provincia de Santa Cruz, son más compactos y en ellos las hojas suelen ser casi imbricadas.

Materiales revisados

ARGENTINA, SANTA CRUZ: Lago Argentino, ladera oeste (30°01'50"S, 69°17'21"W) 500 msnm. feb/1966. Roquero 9040 (BA 83948); Lago Argentino, Estancia Fitzroig, Río de las Vueltas (49°22'01"S, 72°49'12"W) 450 msnm. dic/1950. H. Sleumer 1271 (US 2055973); Meseta del Águila, Puesto Borque, Río Tarde (50°27'39"S, 72°53'23"W) 1200 msnm. ene/1965. Clemens 7952 (BA 83945); Ea. Fitzroy (47°02'04"S, 67°22'08"W) 450 msnm. dic/1x50. Sleumer 1271 (LIL 355578); San José, campamento Marina, Arroyos Sta. Flavia y Sta. Eloísa, yacimiento de Río Turbio (51°31'45"S, 72°20'39"W) ene/1949-50. Hunicken s/n (CORD 88880); Río Gallegos (51°35'59"S, 69°17'39"W) 1905. Cáceres 29 (Stuckert 19115, CORD); Río Gallegos (51°35'56"S, 69°17'30"W) jun/1903. Cáceres s/n (CORD 13279); Río Gallegos (51°36'00"S, 69°16'37"W) dic/1932. Castellanos 7682 hoja A (BA); Estancia Guer Aike (51°37'52"S, 69°36'43"W) nov/1950. Sleumer 901 (LIL 355603); Dpto. Güer Aike, Valle sup. Río Turbio, próximo Pto. Tres Marías (51°29'00"S, 72°04'00"W) 560 msnm. feb/1978. Ambrosetti y Méndez s/n, T.B.P.A. 3624 (MERL 28339); Río Santa Cruz (50°01'44"S, 69°58'34"W) oct/1874. C. Berg s/n (SGO 38559); Cabo Vírgenes, playa atlántica (52°19'43"S, 68°21'09"W) dic/1980. J.M. Cei y S.S. de Cei s/n (MERL 30812 pp); Estancia de Las Vizcachas, Cerro de Las Vizcachas (50°45'00"S, 72°00'59"W) 710-900 msnm. ene/1970. Ruiz Leal 27021 (MERL). **TIERRA del FUEGO:** Castillo (53°40'01"S, 68°28'00"W) ene/1942. Castellanos s/n (BA 45611); Hito XIX (54°08'04"S, 68°35'57"W) feb/1942. Castellanos s/n (BA 45612); Estancia Viamonte, frente a la playa (53°59'40"S, 67°24'49"W) dic/1962. Correa Luna, Daciuk, Reynoso 6687 (BA 83946); entre Castillo y el Hito XV (53°44'33"S, 68°34'58"W) ene/1933. Castellanos s/n (BA 7681); Dpto. Río Grande, Cabo Espíritu Santo (53°48'11"S, 67°41'99"W) nov/1981. Ontivero s/n (TDF 403); Dpto. Río Grande, Laguna de la Suerte (53°39'00"S, 68°14'49"W) nov/1984. Ontivero y Collantes s/n (TDF 295 pp.); Dpto. Río Grande, Estancia Despedida (53°57'51"S, 68°15'25"W) ene/2011. Lencinas s/n (TDF 726). **CHILE, XII REGIÓN de MAGALLANES y la ANTÁRTICA:** Cabo Negro (52°58'00"S, 70°51'00"W) 15 msnm. dic/1969. E. Pisano V. 2325 (CONC 34421); Provincia Última Esperanza. Parque Nacional Torres del Paine, al sur de la laguna Los Flamencos (51°01'00"S, 72°50'00"W) 170 msnm. nov/2001. E. Domínguez 438 (CONC 162032); Prov. de Magallanes Dpto. Última Esperanza, Morro Chico (52°02'00"S, 71°26'00"W) 200 msnm. feb/1962. Ricardi y Matthei 363 (CONC 27721); Provincia Última Esperanza. Sierra de los Baguales, Estancia La Cumbre, campo de La Tropilla (50°44'00S, 72°22'00W) 700 msnm. ene/1987. A. Landero 758 (CONC 93112); Prov. Última Esperanza, Parque Nacional Torres del Paine, sector Laguna Amarga al N. de la Laguna Blanquillos (50°59'00"S, 72°45'00"W) 180 msnm. dic/2001. E. Domínguez 343 (CONC 161830); Prov. Última Esperanza, Río Baguales, 122 Km al N de Puerto Natales (50°49'30"S, 72°23'56"W) 350 msnm. dic/1998. Dubi Benyamini 561 (SGO 150821); Prov. Magallanes. Dpto. Última Esperanza Península; Varas, Pta. Daroch (51°45'58"S, 72°32'32"W) 3,5 msnm. ene/1951. T. Cekalovic K. s/n (SGO 71087); Estancia Otway, cerca del cementerio Magallanes (52°48'00"S, 71°10'00"W) 20 msnm. ene/1952. Pfister y Ricardi (CONC 11819); Morro Chico, Magallanes (52°02'00"S, 71°26'00"W) 200 msnm. ene/1952. Pfister y Ricardi (CONC 11990); Cerro Guido, Estancia Guido, Magallanes (50°54'00"S, 72°28'00"W) 700 msnm. ene/1952. Pfister y Ricardi (CONC 12104); Punta Arenas, Magallanes (53°10'00"S, 70°54

'00"W) 20 msnm. dic/1950. Cehalovic (CONC 12191); Río Verde, Seno Skyring, Magallanes (52°40'00S, 71°25'00W) 15 msnm. ene/1952. Pfister y Ricardi (CONC 11795); Magallanes, Chabunco (53°01'00"S, 70°50'00"W) 10 msnm. ene/1951. R. Barrientos s/n (CONC 25761); Prov. Magallanes, Porvenir (52°18'00"S, 70°22'00"W) 15 msnm. feb/1943. Díaz s/n (CONC 134358); Punta Espora, Tierra del Fuego (52°29'00"S, 69°31'00"W) a 5 msnm. nov/1971. E. Pisano V. 3182 (CONC 41606); Isla Contramaestre (52°36'00"S, 70°19'00"W) 10 msnm. dic/1970. E. Pisano V. 2901 (CONC 34474); Morro Chico (52°02'00"S, 71°26'00"W) 450 msnm. mar/1972. E. Pisano V. 3594 (CONC 137273); Prov. Magallanes. Comuna San Gregorio Parque Nacional Pali Aike. Sector ladera de la cueva de Pali Aike (52°06'00"S, 69°43'00"W) 200 msnm. ene/2001. E. Domínguez 71 (CONC 157710); Magallanes, 60 Km. San Gregorio (52°18'52"S, 69°41'13"W) ene/1954. Roehrs 99 (SGO 132809); Magallanes, Agua Fresca (53°08'54"S, 70°56'14"W) dic/1953. Otto Magens s/n (SGO 133483); Parque Nacional Torres del Paine, sendero Hotel Explora (51°06'00"S, 72°59'00"W) nov/2003. Fundación Philippi 136 (SGO 167575); Prov. Magallanes, Dpto. Magallanes. Cabeza del Mar (52°45'35"S, 70°55'14"W) 2,5 msnm. feb/1951. T. Cekalovic s/n (SGO 71085); Prov. Magallanes. Dpto. Magallanes, Río Chabunco (53°02'26"S, 70°55'23"W) 2,25 msnm. ene/1951. T. Cekalovic K. s/n (SGO 71088); Magallanes, Chabunco (53°01'00"S, 70°50'00"W) ene/51. R. Barrientos s/n en Herbario Gunkel 25761 (CONC 134361); Parque Nacional Torres del Paine, Laguna El Lazo (51°15'32"S, 72°20'41"W) dic/1985. Mario Elgueta cols, s/n (SGO 104463); Punta Arenas (53°10'48"S, 70°58'40"W) /1901. s/leg., LPS 11283 (LP); Magallanes, Punta Arena (53°16'53"S, 70°57'06"W) feb/1877. Salvatier s/n (P 5338187); Magallanes, Punta Arenas (53°16'58"S, 70°56'46"W) ene/1877. Salvatier 80 (P 5338189); Magallanes, Punta Arenas (53°17'25"S, 70°56'49"W) Lechler 1129 (P 5338190); Magallanes, Punta Arenas (53°17'23"S, 70°56'32"W) Lechler 1129 (P 5338193 pp.); Magallanes, Punta Arenas (53°17'26"S, 70°56'29"W), s/leg. (P 5338186 pp.); Magallanes (52°25'23"S, 71°00'45"W)/1888. Philippi s/n (CORD); Magallanes (52°26'14"S, 71°00'11"W) /64-65. s/leg., ex herbario Philippi (SGO 38561); Magallanes (52°26'17"S, 70°59'38"W) /1864-65. s/leg. (SGO 47698); Magallanes (52°28'47"S, 71°00'19"W) /64-65. Redale, exherbario Philippi, s/leg. (SGO 38361); Región del Estrecho ene/1900. (SGO 84760 pp.); Magallanes, Isla Elizabeth (54°07'18".S, 73°10'42"W) ene/1888. Leslie A. Lef s/n (US 25717); Estrecho de Magallanes, Puerto Pecket. M. le Guillou 1841 (P 5338191); Magallanes, s/leg. (US 935708); Magallanes, s/ localidad, s/leg. (P 5338180 pp.); Magallanes, s/ localidad, dic/1767. Catal 4043 -ex herbario de Jussieu- (P 681318). **SIN LOCALIDAD:** s/leg., LPS 11249 (LP).

5.- *Arjona ruscifolia* Poepp. ex Walp. *Novorum Actorum Academiae Caesareae Leopoldino-Carolinae Naturae Curiosorum*. 19(1): 412. 1843. (figura 6.21).

Neotipo: Chile, montañas nevadas, alrededor de Ojos de Agua, dic/1827-1829. Díar 536, Coll. Pl. Chil. II. N.º 30, *Poeppig 137* (HAL 111711!) *imagen digital*. Aquí designado.

Isonotipo: Chile, montañas nevadas, alrededor de Ojos de Agua, dic. Díar 536, Coll. Pl. Chil. II. N.º 30, *Poeppig 137* (P 5338198!) *imagen digital*. Aquí designado.

≡ *Arjona andina* Phil. *Anales de la Universidad de Chile* 21(2): 406. 1862.

Neotipo: Chile, Coquimbo, en los Andes, Hurtado, ene/1837. *Gay, 2020* (SGO 47713!). Aquí designado.

≡ *Arjona tuberosa* Gay non Cav. Historia Física y Política de Chile, tomo V. p. 322, 1849. *nomen nudum*.

≡ *Arjona rigida* Miers, The Journal of the Linnean Society. Botany. 17: 132. 1878 [1880].

Holotipo: Argentina, Mendoza a San Luis, travesía del Desaguadero. *Miers 410* (BM).

Hierbas robustas, fruticulosas, profusamente ramificadas, de 6,5-13 (23) cm de altura. Rizomas rastreros; tubérculos fusiformes, alargados, conspicuos, de 10-60 mm de largo x 4-6 mm de ancho, a menudo aguzados en el ápice, perpendiculares al rizoma o prolongándose en su extremo, rugosos en material herborizado. Vástagos con ramas laterales ascendentes, robustas, glabras, raras veces floríferas subtendidas por una hoja de anchamente ovada a cordiforme. Hojas semiamplexicaules, yuxtapuestas o en ocasiones imbricadas hacia el ápice de las ramas, de ovadas u ovado-lanceoladas a cordiformes o deltoideas, patentes, de 4,5-10,5 (18,7) mm de largo x 1,3-4,7 mm de ancho, de coriáceas a más o menos crasas, glabras, terminando en un mucrón pungente, usualmente amarillento, campilódromas, con 5-7 venas visibles y prominentes en la cara abaxial, en ocasiones discoloras (en material herborizado), curvinervias y convergentes hacia el ápice, a menudo con el par de nervios más externo fundiéndose con el margen o en ocasiones hifódromas en las láminas crasas en cuyo caso la vena central es prominente sólo en la cara abaxial; las hojas distales del vástago a menudo alcanzando la base de la inflorescencia, ovado-lanceoladas, de hasta 13 mm de largo x 0,8 mm de ancho, coriáceas o crasas y en ocasiones reflexas. Espigas sésiles o con un breve pedúnculo de hasta 5 mm de largo, corimbiformes, plurifloras, con 8-12 (19) flores, densifloras, algo más laxas en su base; brácteas ovado-lanceoladas, de 6-9,5 mm de largo x 1,7-5,6 mm de ancho, de glabrescente a pubérulas en la cara externa, glabras en la interna, acuminadas, 3-nervias, la vena central excurrente en una arista de hasta 1,8 mm de largo; bracteolas de ovadas a deltoideas, de 2,4-5,3 mm de largo x 2-2,5 mm de ancho, de erosas a escasamente laciniadas, de glabrescentes a pubescentes en la cara externa, glabras en la interna. Flores con corolas de blanquecinas a purpúreas, algo parduzcas en material herborizado, pubescentes o tomentosas, de 5,2-14,5 (17) mm de largo, lóbulos oblongos, agudos, de 2,2-6,5 mm de largo x 0,7-3,3 mm de ancho, obtusos; estambres con filamentos de hasta 0,8 mm, anteras de 1,2-2,9 mm de largo; ovario ovoide o más o menos cónico, de 0,8-2,7 (5) mm de largo x 0,5-2 mm de ancho,

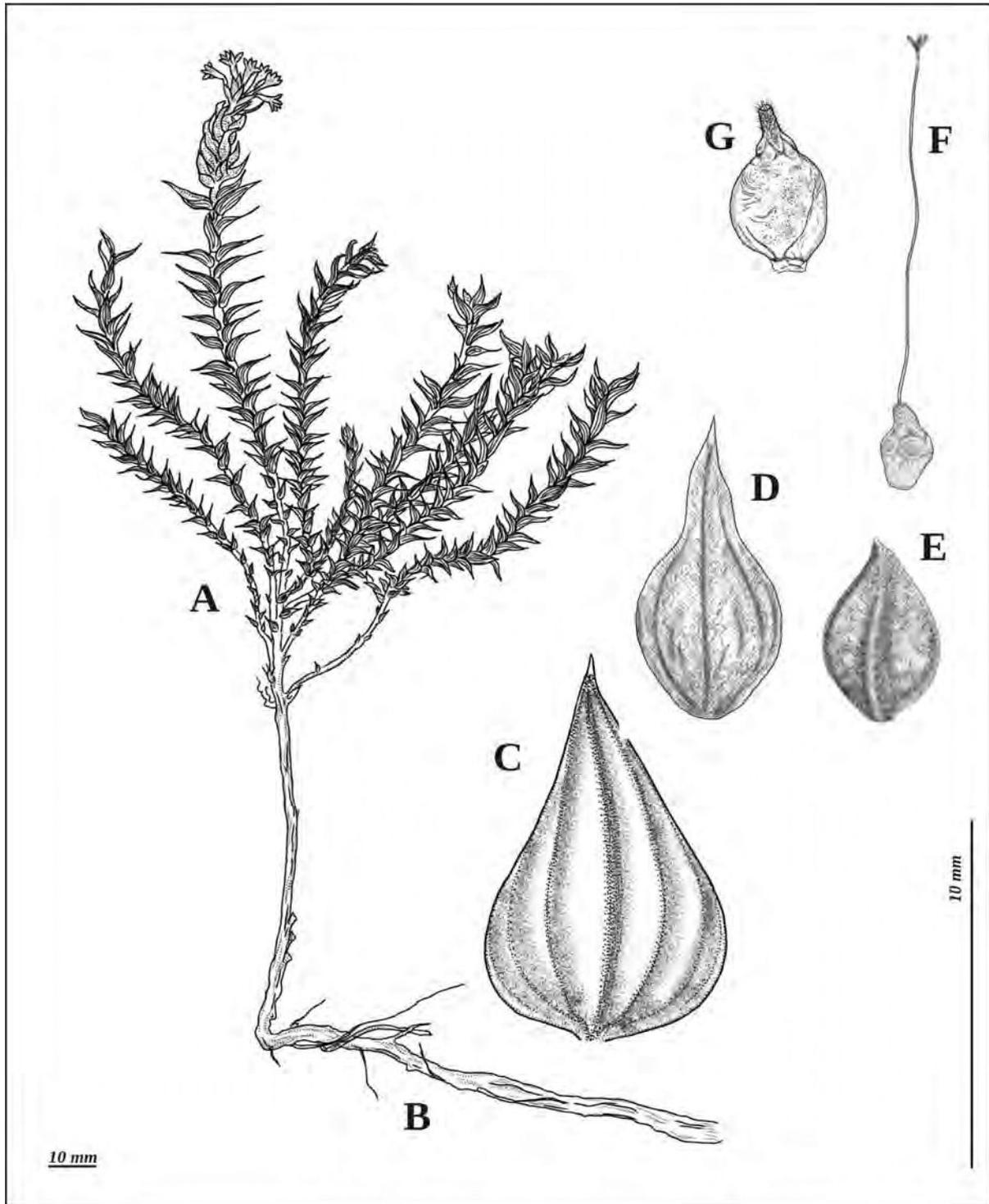


Figura 6.21 *Arjona ruscifolia* Poep. ex. Walp. var. *ruscifolia* A) porte de la planta, B) tubérculo; C) hoja; D) bráctea; E) bracteola; F) detalle del gineceo (ovario, estilo, estigma); G) fruto.

estilo de 4,8-15,3 mm de largo, a menudo sin alcanzar la altura de las anteras, estigma 3-lobado, con lóbulos de 0,2-0,7 mm de largo. Fruto de hasta 3 mm de largo x 2 mm de ancho,

protegido por las brácteas lignificadas, el exocarpo con costas poco perceptibles y usualmente coronado por restos del disco y una protuberancia distal de hasta 1,3 mm conformada por la base del estilo y la corola persistente.

En esta tesis se proponen dos variedades para la especie que se distinguen según la clave.

Clave para las variedades

5a.- Hojas semiamplexicaules, ovado-lanceoladas, anchamente ovadas o cordiformes, coriáceas, venas 5-7, prominentes en la cara abaxial ***A. ruscifolia* var. *ruscifolia***

5b.- Hojas nunca semiamplexicaules, ovadas o deltoideas, crasas, venas inconspicuas 1-3 o sólo la central prominente ***A. ruscifolia* var. *crassifolia***

5a. *Arjona ruscifolia* var. *ruscifolia* (figura 6.21).

Fenología

Florece de noviembre a febrero, con registros más frecuentes entre diciembre y enero. Existen ejemplares en las provincias de Mendoza y Neuquén con una floración que se extiende hasta marzo o abril. Las flores son blanquecinas con tintes rosa-liliáceos a purpúreos.

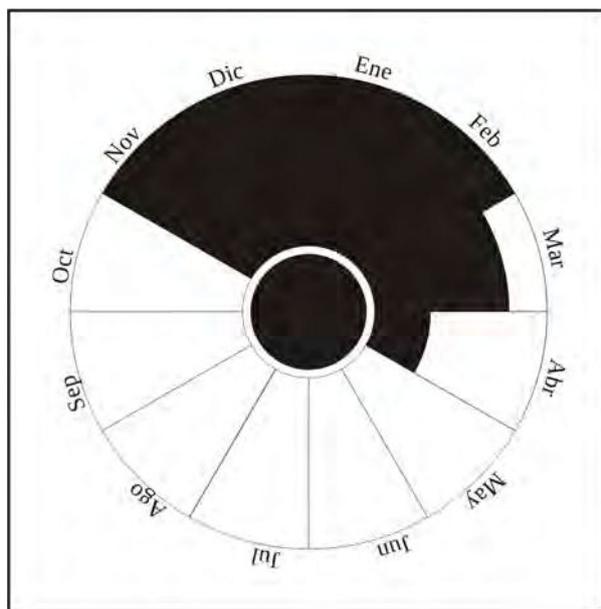


Figura 6.22 Rango de floración de *A. ruscifolia* var. *ruscifolia*

Distribución

En Argentina existe una notoria concentración de los ejemplares en las provincias de Mendoza y San Juan, con algunos registros que alcanzan localidades cordilleranas de La Rioja, en el noreste de la región cuyana, y del norte de Neuquén en el límite con la provincia de Mendoza. En Chile, la especie se encuentra ampliamente representada en áreas andinas que se concentran en la región de Coquimbo (IV Región), la región de Valparaíso (V Región) y la región de O'Higgins (VI Región), en particular en aquellas localidades altoandinas limítrofes con Argentina (figura 6.23). También existen registros para algunas localidades más o menos aisladas en la Región del Maule (VII Región) y del Ñuble (XVI Región), así como un registro aislado en la región de Los Ríos (XIV Región). Al observar su distribución se observa una aparente disyunción que podría deberse a la ausencia de registros en las regiones intermedias.

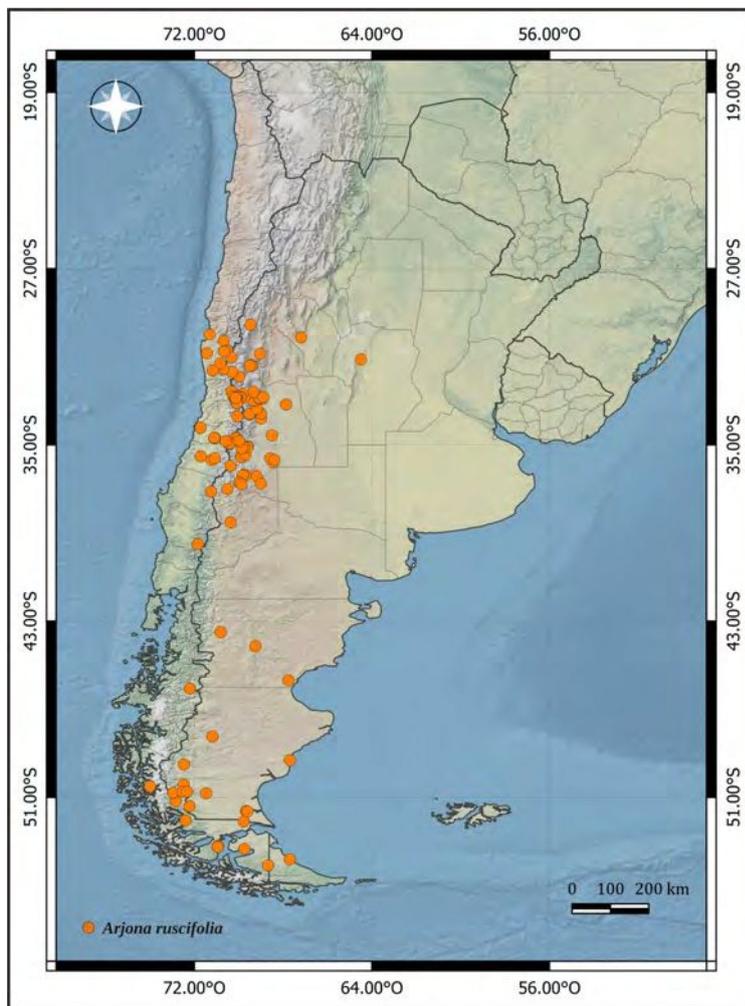


Figura 6.23 Mapa de distribución de *Arjona ruscifolia* var. *ruscifolia*

Existen registros de ejemplares desde 50 msnm en Puerto San Julián, Argentina, aunque es más frecuente encontrar a la especie entre 500-650 msnm aproximadamente, en las provincias de Chubut y Santa Cruz, alcanzando los 1000 msnm en algunos picos cordilleranos de la XII Región en Chile. En las provincias de Mendoza y San Juan, y en áreas limítrofes a éstas en Chile, alcanzan niveles entre los 2500-3500 msnm que incluso, en algunas localidades, llegan a superar los 4000 msnm.

Observaciones nomenclaturales

Walpers (1843) en el protólogo de la especie cita un material de la colección de plantas chilenas de Poeppig rotulado con el número 50 que fue colectado en la cordillera de San Fernando, aclarando que florece en marzo. De Candolle (1857) al citar el trabajo de Walpers (1843) consigna como referencia un material en cuya etiqueta se lee -en letra manuscrita de Poeppig- la determinación de *A. ruscifolia* acompañada del número 137 y el rótulo Diar. 536. Sin embargo, este material (depositado en HAL 111711! con un sello en el que se le reconoce como material tipo) contiene otra etiqueta donde se cita el número 30 de las plantas chilenas de Poeppig y la frase: “*inter nives montium circum los Ojos de Agua*” cuya traducción podría leerse como “en las montañas nevadas alrededor de los ojos de agua”. Esto hace dudar si Ojos de Agua refiere a una localidad de la IV Región de Valparaíso (-32°49'43.1"S, -70°9'9.7"W) o si remite a los cuerpos de agua existentes en la cordillera de San Fernando localizada en O'Higgins, en la V Región, a la que Walpers hace referencia. Teniendo en cuenta que el ejemplar florece en diciembre, a diferencia del citado por Walpers, es posible que éste no se corresponda con el mencionado en el protólogo, constituyendo un error introducido por de Candolle, quien también confunde la página del protólogo ya que la 112 citada por él remite a la familia Cyperaceae, cuando la correcta es la página 412.

Si bien gran parte de la colección particular de Poeppig se encuentra depositada en W, existen duplicados en varios herbarios de América del Norte y Europa. La mayoría de los ejemplares chilenos fueron distribuidos y depositados en B, y muchos de ellos probablemente destruidos durante la segunda guerra mundial. Después de consultar las colecciones de los herbarios que custodian los materiales de Poeppig, es probable que el material rotulado con el número 50 no exista por lo que he decidido designar como neotipo al ejemplar que menciona de Candolle depositado en el herbario de la Universidad de HAL (H 111711!), constituyendo el material de

París (P 5338198!), con idéntica etiqueta original, un isoneotipo (figura 6.24). Existe un ejemplar (B 101154081!) que si bien tiene la etiqueta que consigna pertenecer a la colección de Poeppig con el número 30, carece de la etiqueta manuscrita, por lo que considero debería excluirse de la nómina de sintipos.



Figura 6.24 Neotipo e isoneotipo de *Arjona ruscifolia* Poepp. ex Walp. var. *ruscifolia*. Aquí designado.

Por otra parte, años después, Philippi (1862) describe a *A. andina* en un trabajo cuyo título refiere a las plantas colectadas por Don Wenceslao Díaz entre los años 1860-1861. La especie se considera aquí como un sinónimo de *A. ruscifolia*. En el protólogo de *A. andina*, Philippi cita como referencia para los andes chilenos: “la cordillera de Hurtado, Aguas amarillas, Coquimbo, la cordillera de San Fernando y la cordillera de Linares”. En la obra, además, reconoce como sinónimo de *A. andina* a *A. tuberosa* Gay non Cav. Existen varios materiales (HBG 510380!; CORD 2289!; SGO 47706!; SGO 47712! y SGO 47714!) que han sido rotulados como tipos por corresponderse con las localidades citadas en el protólogo de la

especie, pero en ningún caso parecieran haber sido colectados por Wenceslao Díaz ni coinciden las fechas de colecta con la que refiere el título de la obra por lo que considero que deberían excluirse de la nómina de sintipos.

Por su parte, el material legado por Claudio Gay (Gay 2020 en SGO 47713!) colectado en la localidad de Hurtado, Coquimbo (Chile) en enero de 1837, según el itinerario de viaje de este naturalista reconstruido por Muñoz Pizarro (1944), además de coincidir con una de las localidades citadas en el protólogo, probablemente haya sido consultado por Philippi sobre la base de considerar a la descripción de Gay como sinónimo. Dado que no se encontraron materiales colectados por W. Díaz en las fechas y localidades citadas por Philippi, en esta tesis se designa al ejemplar de Gay como neotipo de *A. andina* (figura 6.25).

Observaciones morfológicas

A juzgar por los protólogos de *A. ruscifolia* y de *A. andina* la diferencia más relevante entre ambas taxa es la cantidad de nervios, particularmente en las hojas distales del vástago cercanas a la inflorescencia, ya que Walpers (1843) refiere siete nervios para *A. ruscifolia* y Philippi (1862) describe hojas “quinquinnervias” para *A. andina*. Esta diferencia, no obstante, no es excluyente.

Si bien *A. ruscifolia* ha sido incluida bajo la sinonimia de *A. patagonica*, se distingue de esta última por ser plantas muy robustas, de porte fruticososo y hojas ovado-lanceoladas casi cordiformes y semiamplexicaules con 5-7 venas cuando en *A. patagonica* las hojas son lanceoladas u oblanceoladas, en algunos ejemplares, con tan solo 3 venas.

En los ejemplares revisados de *A. ruscifolia* var. *ruscifolia* se observa cierta variabilidad entre los individuos presentándose dos patrones extremos. Uno de ellos comprende individuos muy robustos con las hojas marcadamente coriáceas, yuxtapuestas, anchamente ovadas y algo ensanchadas en la base, patentes, rígidas y con 3-5 nervios muy prominentes. De ellos, aquellos localizados en la provincia de San Juan, tienen una coloración más oscura casi negra -al menos en material herborizado- con ramas laterales en ocasiones floríferas. El otro patrón se corresponde con ejemplares menos robustos, de hojas igualmente coriáceas y patentes, pero ovado-lanceoladas, semiamplexicaules e imbricadas, que le otorgan un aspecto muy compacto

a las ramas, y que a menudo presentan 3 venas u ocasionalmente 5 por la presencia de un par casi marginal que decurren hacia el borde de la hoja y que no siempre son visibles.

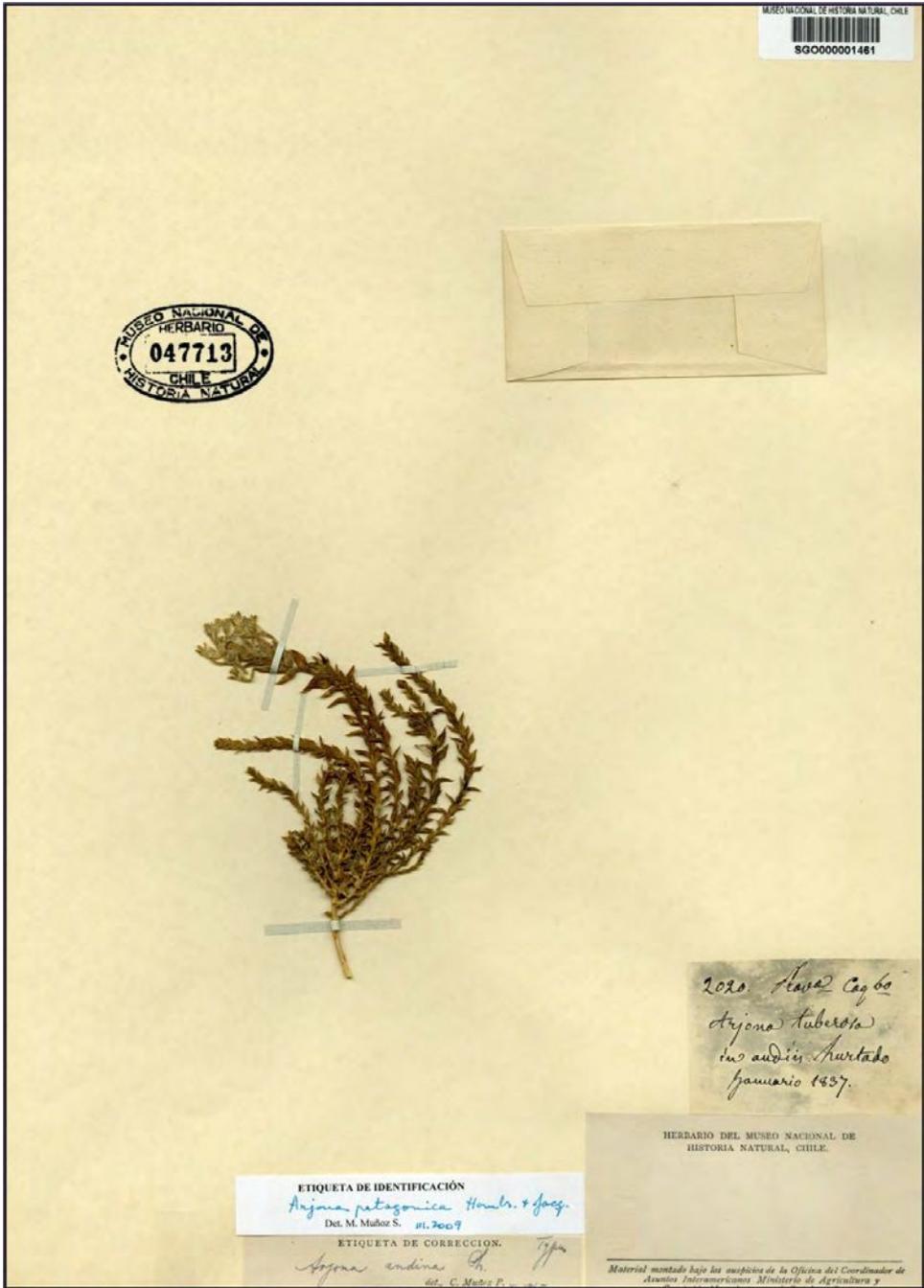


Figura 6.25 Neotipo de *Arjona andina* Phil. Aquí designado.

No obstante, estos morfos no son excluyentes y en la mayoría de los ejemplares revisados existe superposición de caracteres conformando un mosaico que da cuenta de la variabilidad

morfológica existente en *A. ruscifolia* var. *ruscifolia*, que por otra parte, constituye una de las especies más ampliamente distribuidas del género. Existen ejemplares excepcionalmente robustos que superan notablemente el tamaño promedio de los materiales estudiados y se encuentran circunscriptos a la provincia de Mendoza, en el Departamento de Malargüe en las cercanías del río Barrancas (MERL 33444), en el Vatro (MERL 21490) y en Ranquil de Lerkai (MERL 21522), y que por su aspecto parecieran ser poliploides. Esta observación, no obstante, constituye tan sólo una conjetura que requiere, a futuro, profundizar en el estudio de esas poblaciones.

Ejemplares localizados en localidades de la XII Región de Magallanes, en el extremo sur de la cordillera chilena y en las provincias de Santa Cruz y de Tierra del Fuego, en Argentina, resultan más achaparrados que el resto. Entre ellos, algunos parecieran ser intermedios con *A. tuberosa* y con *A. patagonica*, especies que se superponen en el área de distribución, aunque los caracteres que definen a cada especie permiten delimitarlos indubitablemente.

Materiales revisados

ARGENTINA, CHUBUT: Manantiales (45°40'22"S, 67°45'22"W) Behr ene/1932. Castellanos 5984 (BA); Tecka (43°29'47"S, 70°49'03"W) dic/1945. Meyer 9592 (LIL 152843); Dpto. Paso de los Indios, ruta 24 al sur de Paso de los Indios (44°08'42"S, 69°15'45") 630 msnm. dic/2006. M. Bonifacino, G. Sancho y L. Iharlegui 2957 (CTES 417225); Parada kilómetro 163 feb/1938. M. Isabel H. Scott de Birabén y Max Birabén 542 (LP 47329). **LA RIOJA:** Dpto. Independencia, Los Molles (30°06'41"S, 67°11'25"W) ene/1893. Kurtz 7464(CORD). **MENDOZA:** Tunuyán, entre Resguardo y Guardia Vieja (33°34'56"S, 69°00'75"W) dic/1933. Ruíz Leal 1944 (LP 45001); Dpto. Tunuyán, Andes mountains, road to Porto Argentina (route 94), 16,8km from intersection with route 89 (33°36'32"S, 69°32'00"W) 2899 msnm. ene/2002. Bayer y Chandler 2056 (CANB 634749) duplicados en (LP, RJB, MO, F, CHR); Dpto. Tunuyán, Los Chacayes frente a C° Colorados, por cuesta de los aflijidos (33°36'36"S, 69°31'59"W) 3072 msnm. ene/2007. Myndel Bot. Found. Méndez 10093 (MERL 57030, CORD 88868); Dpto. Tunuyán, Los Chacayes frente a C° Colorados, por cuesta de los aflijidos (33°36'36"S, 69°31'59"W) 3072 msnm. ene/2007. Myndel Bot. Found. Méndez 10093 (MERL 57030, CTES 8265); Tunuyán, en los arenales entre Resguardo y Guardia Vieja, camino al Paso del Portillo (32°50'41"S, 69°07'31"W) dic/1933. Ruíz Leal 1944 (MERL); Tunuyán, Paso de las Rosas (33°47'51"S, 68°59'24"W) dic/1933. Ruíz Leal 1961 pp. (MERL); Tunuyán, Paso de las Rosas (33°34'59"S, 69°00'01"W) dic/1933. Ruíz Leal 1961 (LP 45002); Tunuyán, Playas del Jiconte (33°34'56"S, 69°00'04"W) mar/1935. Ruíz Leal 3093 (LP 45003); Tupungato, entre Álamo y Los Árboles (33°21'36"S, 69°11'01"W) 1340 msnm. dic/1949. Sleumer 308 (LIL 324690); Dpto. Luján, Cerro El Salto (32°57'12"S, 69°16'38"W) 3500-4000 msnm. dic/1936. J. Semper s/n (Ruíz Leal 4272, MERL); Dpto. Luján de Cuyo, Vallecitos (32°59'52"S, 69°17'56"W) 2750 msnm. dic/1994.

Cocucci 546 (CORD); Dpto. Luján de Cuyo, Vallecitos cerca del refugio Edelweiss (32°58'48"S, 69°21'19"W) 2826 msnm. ene/2003. A.A. Cocucci, A.N. Séršic y A. Flügge 2205 (CORD); Dpto. Luján, Pacetas Bayas, Loma Blanca (33°09'43"S, 67°51'57"W) 3000 - 3300 msnm. ene/1937. J. Semper 4305 (MERL); Valle del Jeco (33°42'04"S, 70°03'49"W) 2000-2500 msnm. feb/1900. Gerling s/n (BA 40877); Dpto. Malargüe. Portezuelo del Choique, sobre la ruta 40 vieja. (36°22'38"S, 69°45'47"W) 2550 msnm. dic/2001. Prina, Alfonso y Troiani 1571 (CTES 338491); Malalhue, La Valenciana (35°31'47"S, 69°54'05"W) feb/1942. Ruiz Leal 7817 (BA 46501); Dpto. San Rafael, Malalhue, La Valenciana (35°32'53"S, 69°54'00"W) 1700-1950 msnm. feb/1942. Ruiz Leal 7817 (MERL); Dpto. Malalhue, Portezuelo del Choique (36°22'37"S, 69°48'38"W) 2350 msnm. dic/1960. Ruíz Leal 21430 (MERL); Dpto. Malalhue, Portezuelo del Choique (36°22'38"S, 69°48'33"W) 2350 msnm. dic/1960. Ruíz Leal 21542 (MERL 3750); Dpto. Malalhue, Portezuelo del Choique (36°22'38"S, 69°48'44"W) 2300-2500 msnm. ene/1966. Ruíz Leal 24361 (MERL); Dpto. Malargüe, Sierra del Nevado, Cerros del Agua de la India Muerta (35°47'00"S, 68°27'00"W) 1750 msnm. dic/1973. O. Boelcke, M. Correa, N. Bacigalupo y S. Arroyo 15790 (MERL 54982); Dpto. Malargüe, Sierra del Nevado, puesto La Colorada (35°36'00"S, 68°35'00"W) 2180 msnm. dic/1973. O. Boelcke, M. Correa, N. Bacigalupo y A. Arroyo 15854 (MERL 41364); duplicados en (BAB, BAA, SI, MEND); Dpto. San Rafael, Sierra del Nevado, pampa entre el Arroyo Agua del Guacho y el zanjón del Plateado, al S.-SE de los Cos. Morados (35°40'00"S, 68°22'00"W) 1600-1700 msnm. dic/1973. O. Boelcke, M. Correa, N. Bacigalupo y S. Arroyo 15740 (MERL 41362), duplicados en (BAB, BAA, SI, MEND); Dpto. Malalhue, El Vatro, en la margen izquierda del Río Barrancas (36°42'10"S, 69°58'00"W) 1100 msnm. dic/1960. Herbario F.A. Roig 3780 (Herbario Ruíz Leal, MERL 21490); Dpto. Malalhue, chihuío de Ranquil de Lerkai (36°42'04"S, 69°58'06"W) 1100 msnm. dic/1960. Herbario F.A. Roig 3758 (Ruíz Leal 21522, MERL); Dpto. Malalhue, río Barrancas, cerca del río (36°42'06"S, 69°57'57"W) nov/1961. Herbario F.A. Roig 4184 (Herbario Ruíz Leal, MERL 33444); Dpto. Malalhue, Valle de las Leñas (32°53'56"S, 68°56'18"W) ene/1941. Castellanos s/n (BA 36651); Dpto. San Rafael (Malalhue), mina San Martín (Minacar) (34°34'03"S, 68°29'53"W) 2200 msnm. nov/1944. Ruíz Leal 9709 (MERL); Malargüe, Cerro El Fauno, Reserva La Payunia (36°25'08"S, 69°11'59"W) abr/1984. D. Dalmaso 242 (MERL 54997); Malargüe, Pampa de Las Aguaditas (35°26'28"S, 69°41'58"W) Dalmaso 310 (MERL 54998); Dpto. Malargüe, Las Loicas (35°57'00"S, 70°22'00"W) 2400 msnm. ene/2005. F. Luebert y S. Teiller 2303 (CONC 165431); Dpto. San Rafael, Valle Hermoso (31°07'20"S, 64°29'39"W) mar/1947. T. Stuckert 3026 (CORD 88865); Dpto. San Rafael, El Sosneado (35°04'30"S, 69°35'19"W) feb/1942. Covas 125 (LP 44040); Dpto. San Rafael, El Sosneado, en los cerros (35°06'32"S, 69°36'29"W) 2100 msnm. feb/1942. Covas 126 (LP 44039); Dpto. San Rafael, El Sosneado, Alto Valle del Atuel, entre ¿Sominar? y Laguna Atuel (34°39'18"S, 70°06'38"W) 2240-3030 msnm. feb/1955. Ruíz Leal 16830 (MERL 16830); Dpto. San Rafael, El Sosneado, puente sobre el río Atuel (34°41'26"S, 70°08'34"W) 1300 msnm. ene/1969. Vervoorst 7445 (LIL 561259); Valle de El Sosneado, 2250 msnm. feb/1942. A. Burkart, N.S. Troncoso y E.G. Nicora s/n (SI 13989); Dpto. San Rafael, Laguna La Niña Encantada (35°06'07"S, 69°45'46"W) feb/1941. Dawson 1033 (LP 40631); Dpto. San Rafael, Calmuco, en el Alto Valle (36°46'59"S, 69°52'59"W) 2600 msnm. feb/1942. Covas 128 (LP 44037); San Rafael, Valle del Río Athuel (34°49'05"S, 69°58'46"W) 2500-3000 msnm. feb/1897. E. Wilczek s/n (US 1473100); Punta de Vacas (32°51'06"S, 69°45'30"W) mar/1901. Spagazzini 11252 (LP); Chilcas (36°45'22"S, 69°00'08"W) oct/1896. Bodenbender 10012 (CORD); Dpto. Las Heras, Pampa de los Ñangos, Agua Vieja (32°52'06"S, 69°04'08"W) nov/

1979. A. Dalmaso y C. Passera 1980 (MERL 31826); Dpto. Las Heras, Pampa de los Ñangos, Agua Vieja (32°52'09"S, 69°04'03"W) 2280 msnm. nov/1979. A. Dalmaso y C. Passera 1980 (MERL 31832); Dpto. Las Heras, Estancia San Isidro, Pampa de los Ñangos (32°51'46"S, 69°03'43"W) 2450 msnm. ene/1964. Ruíz Leal 23134 (MERL); Dpto. Las Heras, inmediaciones de Uspallata (32°35'15"S, 69°19'40"W) 2300 msnm. G. y C. Grandjot s/n (Ruíz Leal 4717, MERL); Uspallata, Juncal (32°49'22"S, 70°04'18"W) 2400 msnm. ene/1903. O. Buchtien s/n (E 399360); Las Heras, Pampa Casa de Piedra (32°40'16"S, 69°49'47"W) feb/1965. Ruíz Leal s/n (MERL 42043); Las Heras (32°49'42"S, 68°52'59"W) 2680 msnm. feb/1964. s/leg. (MERL 42042); Puente del Inca (32°49'19"S, 69°55'25"W) s/leg. (E 399359); Aconcagua, Puente del Inca (32°49'49"S, 69°55'39"W) mar/1927. Malme 2838 (US 1592964); entre las Cuevas y Cristo Redentor (32°49'30"S, 70°04'13"W) mar/1954). H. Fabris 1251 (US 2144799). **NEUQUÉN:** Cordillera del Viento, Arroyo Rahueco (36°59'56"S, 70°30'06"W) abr/1912. Pastore 19 (SI 20192); Barda las Lajitas (38°30'56"S, 70°21'49"W) dic/1925. Comber 278 (E 399358). **RIO NEGRO:** s/ localidad. Capt. Wilkes s/n (US 829980). **SAN JUAN:** Dpto. Calingasta, Manantiales (31°20'56"S, 69°25'50"W) 3500 msnm. nov/1970. Volponi 22 (LP); Dpto. Calingasta, Manantiales (31°25'26"S, 69°24'35"W) 3500 msnm. ene/1971. Volponi y Zardini 53 A/B(LP); Dpto. Calingasta, Manantiales (31°24'33"S, 69°29'50"W) 3000 msnm. dic/1972. Volponi 308 (LP); Dpto. Calingasta, Laguna Blanca, camino a Pachón (31°53'22"S, 69°58'49"W) ene/1976. Luti 5564 (CORD); Dpto. Calingasta, oeste de Barreal, El Pachón, Los Erizos, camino a Mendoza (31°41'24"S, 70°17'45"W) 3300 msnm. feb/1977. R. Kiesling y A.A. Sáenz 1382 (MERL 42385); Dpto. Calingasta, de Las Minitas a La Invernada (30°51'47"S, 69°02'43"W) 2950-3100 msnm. feb/1988. Kiesling, Beorchia y Peralta 6861 (SI 212573); Cordillera del Espinazito, La Ciénaga Redonda (29°32'03"S, 69°28'00"W) feb/1897. Kurtz 9546 (CORD). **SANTA CRUZ:** Dpto. Río Chico, ruta nacional 40, de las Horquetas a G. Gregores, a 2 km de las Horquetas (48°14'19"S, 71°11'02"W) 600 msnm. nov/2012. Zuloaga, Salariato, Salomón y Suárez 13989 (SI 180553); Dpto. Güer Aike, Güer Aire, sobre ruta nacional 40 Ea. El Tero (50°49'23"S, 71°28'43"W) 501 msnm. ene/2003. Cocucci y Sérsic 2520 (CORD); Dpto. Güer Aike, Valle sup. Río Turbio, próximo Pto. Tres Marías (51°29'00"S, 72°06'00"W) 610 msnm. feb/1978. Ambrosetti y Méndez 1037 (MERL 62004); Dpto. Güer Aike, Güer Aire, sobre ruta nacional a Calafate a unos 3km de Güer Aike (51°36'51"S, 69°40'18"W) 49 msnm. nov/2005. Cocucci, Sérsic, Paiaro y Casacov 3695 (CORD); Lago Viedma (49°30'15"S, 72°28'11"W) ene/1916. Witte 26 (LP 44999); Lago Argentino (50°25'13"S, 72°28'39"W) /1904-1905. Koslowsky 43 (CORD 8881); San Julián (49°18'35"S, 67°41'29"W) /1896. Ameghino s/n, LPS 11247 (LP); Río Gallegos, Estancia Guer Aike (51°37'52"S, 69°36'43"W) Sleumer 901 (US 2055769); s/ localidad, s/leg. LPS 11245 (LP). **TIERRA del FUEGO:** Río Grande (53°48'39"S, 67°41'51"W) mar/1921. Expedición Fac. CEF y Nat. 155 (BA 40880); Dpto. Río Grande, Laguna de la Suerte (53°40'37"S, 68°14'52"W) nov/1984. Ontivero y Collantes s/n (TDF 295 pp.). **CHILE, IV REGIÓN de COQUIMBO:** Prov. Limarí. Central Los Molles, quebrada antes de Bocatoma (30°44'00"S, 70°30'00"W) 1945 msnm. dic/2005. M. Rosas 3270 (CONC 170183); Prov. Coquimbo. Dpto. Illapel, Cenicero, pleno campo (31°33'00"S, 70°42'00"W) 2800 msnm. feb/1962. C. Jiles 4173 (CONC 41807); Cordillera de Illapel (31°37'10"S, 71° 9'48"W) 2500 a 3000 msnm. (SGO 47710); Prov. Coquimbo, Dpto. Combarbalá, estero Las Vacas (31°18'00"S, 70°50'00"W) 3000 msnm. ene/1966. C. Jiles 4852 (CONC 32847); Prov. Coquimbo. Dpto. Ovalle. Río Molles (30°43'00"S, 70°31'00"W) 2600 msnm. nov/1951. C. Jiles 2104 (CONC 30646); Prov. Coquimbo. Dpto. Ovalle, Río Gordito (31°02'00"S, 70°20'00"W) faldeos de 2900 a 3000 msnm. ene/1954. C. Jiles 2497

(CONC 30645); Las Damas (30°50'00"S, 71°25'59"W) 1872. s/leg. (SGO 38563); Las Mollacas (30°45'24"S, 70°39'28"W) ex Herb. Philippi (SGO 38558); Las Mollacas, Illapel (30°45'27"S, 70°39'23"W) ene/1888. s/leg. (SGO 47708); Las Mollacas, cordillera de Illapel (30°45'36"S, 70°39'27"W) ene/1888. Philippi s/n (SGO 84758); cordillera de Illapel (31°37'00"S, 71°10'09"W) feb/1906. Herario Guillermo Geisse (SGO. 72878). **V REGIÓN de VALPARAÍSO:** Prov. Aconcagua, camino hacia El Portillo (32°50'29"S, 70°07'16"W) 2500 msnm. ene/1971. S. Blaise s/n (SGO 79558); Valparaíso. Portillo, Laguna del Inca (32°50'00"S, 70°09'00"W) 3200 msnm. mar/1994. S. Teillier y H. Niemeyer 3326 (CONC 135374); Valparaíso. Portillo (32°50'03"S, 70°07'41"W) 2800 msnm. ene/1970. Crisci 499 (LP); Valparaíso. Prov. Los Andes, Río Colorado, vegas del estero, Lagunillas (32°34'52"S, 70°18'39"W) 3200 msnm. ene/2010. S. Tieller y J. Delaunoy 7633 (CONC 184339); Valparaíso. Comuna de los Andes, cajón del río Colorado, sector alto quebrada Barrancones (32°34'00"S, 70°19'00"W) 3150 msnm. mar/2002. S. Teillier 5086 (CONC 156397); Prov. Aconcagua. Dpto. Los Andes. Portillo (32°50'00"S, 70°08'00"W) 3200 msnm. mar/1949. E. Wilhelm 3 (CONC 41808); Prov. Aconcagua, Juncal (33°05'56"S, 70°05'02"W) dic/1971. K. Beckett, M. Cheese y J. Watson 4535 (SGO 110643); Juncal, más o menos a 2km hacia Portillo (33°06'00"S, 70°04'60"W) nov/1978. M. Muñoz S. 1264 (SGO 123346); Prov. Aconcagua. Juncal (32°53'00"S, 70°10'00"W) 2306 msnm. nov/1971. M. Mahu 7729 (CONC 100400); Prov. Aconcagua, Vega del Nacimiento (Juncal) (32°53'00"S, 70°10'00"W) 2500 msnm. Otto Zöllner 3616 (Herb.Gunkel 48990) (CONC 134359); Prov. Aconcagua, Dpto. Los Andes, Valle Juncal, vega Nacimiento (32°48'00"S, 70°15'00"W) 2250 msnm. dic/1957. F. Schlegel 1471 (CONC 46764); Prov. Aconcagua, Juncal (32°53'00"S, 70°10'00"W) 2500 msnm. dic/1976. Otto Zöllner 9167 (Herb. Gunkel 70759, CONC 134360); Juncal (32°53'00"S, 70°10'00"W) 2200 msnm. nov/1950. L. Baltmann s/n (Herb. Garaventa 5116; CONC 48640); Valparaíso, Pcia. de Los Andes, Parque andino Juncal, sendero Las Canchitas (32°55'17"S, 70°04'58"W) 2726 msnm. mar/2011. M.F. Gardner, C. Morter y G. Ovstebo 276 (E 420389); Juncal (33°06'00"S, 70°04'60"W) 2200 msnm. feb/1903. O. Buchtien s/n (US 1157354); Río Blanco (32°51'53"S, 70°08'54"W) nov/1927. C. Elliot 251 (E 399357); Río Blanco, Juncal a Uspallata (32°52'25.80"S, 70°08'34"W) 2000 msnm. nov/1928. Buchtien s/n (P 5090580). **VI REGIÓN del LIBERTADOR (O'HIGGINS):** Prov. Colchagua. Termas del Flaco (34°56'00"S, 70°25'00"W) 2000 msnm. feb/1989. H. Niemeyer y C. Fernández 8911 (CONC 100055); Colchagua, Cordillera de San Fernando, Baños. El Flaco, Cajón de las Damas (34°50'00"S, 70°23'00"W) 1800 msnm. dic/1936. R. Milner s/n (CONC 21255); Dpto. San Fernando, Termas del Flaco en los Andes, cerros al norte de los Baños (34°57'40"S, 70°25'56"W) P. Aravena 5 (SGO 59607); Prov. Colchagua, San Fernando, Termas del Flaco (34°56'00"S, 70°25'00"W) 1700 msnm. dic/1965. G. Moreno 7412 (CONC 100401); Prov. Colchagua. Dpto. San Fernando, Termas del Flaco (34°56'00"S, 70°25'00"W) 1250 msnm. ene/1930. G. Montero 1813 (CONC 100402); San Fernando, Colchagua, Termas del Flaco (34°56'00"S, 70°25'00"W) 1700 msnm. ene/1959. C. Montero 6045 (CONC 100403); Prov. Colchagua, San Fernando, Vegas del Flaco, Alto de las Cabras (34°56'00"S, 70°25'00"W) 2500 msnm. feb/1955. M. Ricardi 3233 (CONC 18923); Prov. Colchagua, Quebrada al oeste del Hotel, al N del Río, Termas del Flaco (34°56'00"S, 70°27'00"W) 1635 msnm. dic/2004. M. Rosas 2156 (CONC 169871); Colchagua, El Flaco (34°56'00", 70°25'00"W) 1800 msnm. ene/1948. E. Barros 7404 (CONC 14105); Colchagua, El Flaco (34°56'00", 70°25'00"W) ene/1948. E. Barros 7404 (LP 73078); Prov. Colchagua, Dpto. San Fernando, Termas del Flaco, en los Andes, cerros, al NE Estancia de los Baños (34°55'59"S, 70°24'58"W) 2000 msnm. ene/1942. P. Aravena 5 (SGO 132711); Tinguiririca (34°50'00"S,

70°35'00"W) 2400 msnm. Anastasio Pirion 116 (Herb. Jaffuel, CONC 47534); Las Damas, Tinguirirínca (34°13'04"S, 71°43'18"W) /1872. s/leg. (SGO 47711); Colchagua (34°41'33"S, 71°05'46"W) Philippi s/n (E 399354); Colchagua (34°41'35"S, 71°05'43"W) Philippi 1876 (F 27875); Colchagua (34°40'29"S, 71°05'43"W) s/leg. (US 935707); Colchagua, Cerro de la Confusión, cajón del azufre (34°45'60"S, 71°01'02"W) feb/1890. Z. Babalte 175 (P 5338203); Colchagua, Cerro de la ¿confusión? (34°40'27"S, 71°04'44"W) feb/1831. Gay s/n (P 5338179). **VII REGIÓN del MAULE:** Prov. Talca, Altos de Vilches, al noroeste de la Hostería (35°36'16"S, 71° 04'24"W) 1050 msnm. nov/1973. G.L. Stebbins y M. Mahú s/n (SGO 140600); Cordillera del Maule (35°31'20"S, 71°42'23"W) 1855. Ph. Germain s/n (P 5338199). **XII REGIÓN de MAGALLANES y la ANTÁRTICA CHILENA:** Prov. Magallanes, Tierra del Fuego (53°20'00"S, 69°45'00"W) ene/xx66. T. Tsujii 518 (CONC 34225); Prov. Magallanes, Dpto. Última Esperanza, Estancia Cerro Castillo (46°03'29"S, 72°12'03"W) nov/1955. C. Muñoz P. 4074 (SGO 118438); Prov. Última Esperanza, Sierra del Toro (51°10'00"S, 72°50'00"W) 700-750 msnm. feb/1992. M.T. Kalin Arroyo, Ch. Von Bohlen, J. García y J. Gigoux 9289 (CONC 128553); Prov. Magallanes. Cordillera del Paine (50°30'00"S, 74°00'00"W) 150 msnm. feb/1953. P. Díaz 27832 (CONC 134356); Parque Nacional Torres del Paine. Cerro Diente (50°47'00"S, 72°57'00"W) 850 msnm. dic/1985. M.T.K. Arroyo y F. Squeo 850850 (CONC 86318); Parque Nacional Torres del Paine, Cerro Diente (50°47'00"S, 72°57'00"W) 900 msnm. ene/1987. MTK Arroyo y F. Squeo 870176 (CONC 86682); Punta Arenas, Magallanes (53°11'40"S, 70°56'15"W) ene/53. Lechler 1129 pp. (SGO 47699); Sierra de los Baguales. Cerro Santa Lucía (50°44'00"S, 72°20'00"W) 900 msnm. ene/1986. M.T.K. Arroyo y F. Squeo 860007 (CONC 86777); Cerro Donoso, Sector Río de las Chinas (50°44'00"S, 72°31'00"W) 600-700 msnm. feb/1987. M.T.K. Arroyo, C. Veloso, A. Peñaloza 870237 (CONC 86659); Tierra del Fuego, Sector Vicuña, lote 12 (54°04'54"S, 68°40'32"W) ene/1995. Pisano, Henríquez y Domínguez 7445 (CONC 141451); Sierra de los Baguales. Cerro Santa Lucía (50°44'00"S, 72°20'00"W) 900 msnm. ene/1985. MTK Arroyo 850024 (77003); Prov. Magallanes, Comuna San Gregorio. Parque Nacional Pali Aike, Sector Maares (52°05'00"S, 69°46'00"W) ene/2004. E. Domínguez 187 (CONC 159111); Lago Pinto (52°02'42"S, 72°23'57"W) ene/1878. s/leg. SGO 47700; Magallanes. Lechler s/n ex Herb. Philippi (SGO 38560); Magallanes, Punta Arenas (53°14'34.56"S, 70°56'54."W) Lechler 1129 (P 5338192); Magallanes, Punta Arenas (53°14'31"S, 70°56'48"W) Lechler 1129 (P 5338192); Magallanes, Punta Arenas (53°14'34"S, 70°56'49"W) Lechler 1129 (P 5338193 pp.); Magallanes, Punta Arenas (53°14'34"S, 70°56'51"W) Lechler 1129 (P 5338194); De la Baya Boucault? 1767. Commerson s/n (P 5338157). **XIV REGIÓN de los RÍOS:** Cajón Negro (39°30'18"S, 71°50'56"W) ene/1935. Ragonese 238 (BA 14598 A). **XVI REGIÓN del ÑUBLE:** Prov. Ñuble. Reserva Nacional Ñuble, cerro al lado del Río Polcura (37°07'00"S, 71°15'00"W) 1355 msnm. feb/2003. M. Mihoc, S. Gómez, A. Sierra y C. Peña 7076 (CONC 164456). **SIN LOCALIDAD:** Lagos a Córdova (ileg.) Gay s/n (P 5338178); Chile boreal, Andes s/leg. (P 5338200); Andes, 1827. Poeppig s/n (US 1312762); Drake s/n (P 5338201); [30.01.1892]. s/leg. (P 5338188); (etiqueta ilegible) 1818. Stendel 716 (P 5338201); Gay s/n (P 5338202); Gay s/n (5338181).

5b.- *Arjona ruscifolia* Poepp. ex Walp. var. *crassifolia* C. Zavaro, var. nov. (figura 6.26).

Holotipo: Argentina, Mendoza, Dpto. Las Heras, entre Las Cuevas y Cristo Redentor, (32°49'18"S, 70°04'07"W). *Fabris 1251* (LP 895838!).

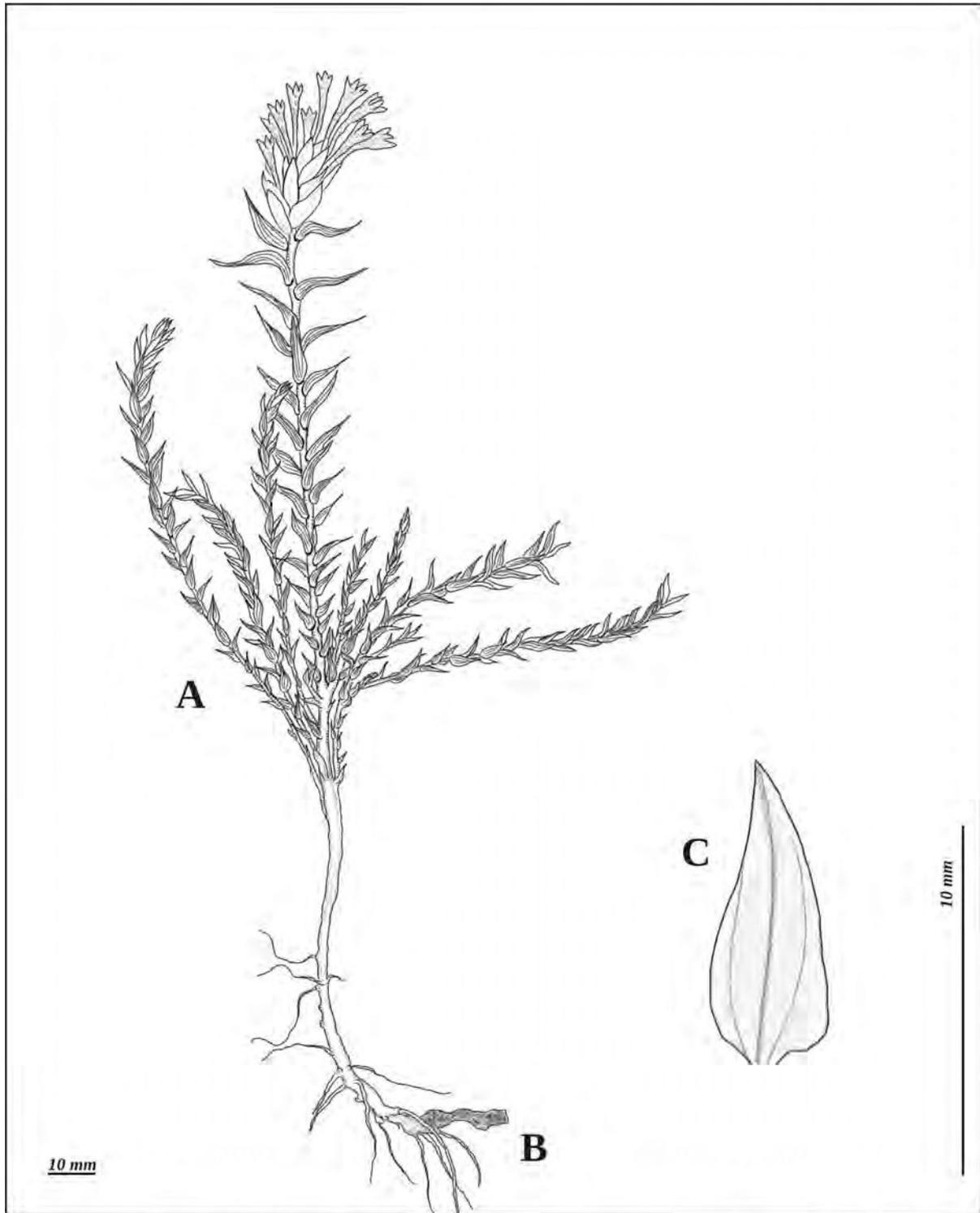


Figura 6.26 *Arjona ruscifolia* Poepp ex Walp. var. *crassifolia* C. Zavaró A) porte de la planta, B) tubérculo; C) hoja.

Arbustular herbs, branched from the base, leaves lanceolate, triangular or deltoid, adnate at the base, never amplexicaul, acute and mucronulate at the apex, more or less succulent, with 1-3 inconspicuous veins.

Hierbas fruticulosas, ramificadas desde la base. Hojas lanceoladas, triangulares o deltoideas, adnatas, agudas, mucronuladas en el ápice, más o menos crasas con 1-3 venas inconspicuas o con la central únicamente visible pero no prominente.

Etimología

El epíteto con el que he nombrado a la variedad proviene del latín *crassus* (que significa grueso, carnosos) y *folium* (referido a hoja). el mismo hace referencia a la succulencia de las hojas. El carácter permite distinguirla de la variedad típica y del resto de las especies del género.

Fenología

Si bien la mayoría de los ejemplares florecen entre los meses de enero y febrero, el período de floración puede prolongarse hasta el mes de marzo (figura 6.27), solapándose con la fase tardía de la floración de *A. ruscifolia* var. *ruscifolia*.

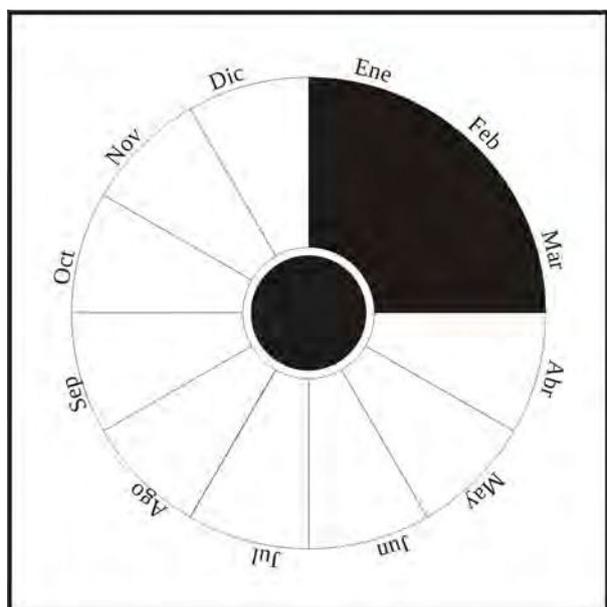


Figura 6.27 Rango de floración de *A. ruscifolia* var. *crassifolia*

Distribución

Se localiza, en Argentina, en la zona de Las Cuevas y el camino al Portillo, en el tramo de la ruta 7 que atraviesa la provincia de Mendoza camino a la Región de Valparaíso en Chile, aunque con un breve rango de dispersión que se extiende hacia el noreste en el sur de la provincia de San Juan (figura 6.28). El rango de altitud oscila entre los 2800 a los 4000msnm.



Figura 6.28 Mapa de distribución de *Arjona ruscifolia* var. *crassifolia*

Observaciones

Arjona ruscifolia var. *crassifolia* puede delimitarse de *A. ruscifolia* var. *ruscifolia* por ser plantas más robustas y ramificadas desde la base con las hojas triangulares, casi deltoideas y agudas en el ápice, con la base adnata a las ramas, nunca amplexicaules y usualmente crasas, con 1-3 venas (incluso la central) más o menos inconspicuas a simple vista, aunque en

material diafinizado puede observarse un par de venas más o menos curvas que recorre la lámina a ambos lados de la vena central y un mesófilo con abundante hidrénquima. El holotipo de la nueva variedad se corresponde con el material Fabris 1251 (figura 6.29) colectado en la provincia de Mendoza, entre las Cuevas y el Cristo Redentor y depositado en el herbario del Museo de La Plata (LP 895838!).



Figura 6.29 Holotipo de *Arjona ruscifolia* Poepp. ex Walp. var. *crassifolia* C. Zavaro.

Materiales revisados

ARGENTINA, MENDOZA: Las Cuevas (32°48'50"S, 70°03'00"W) mar/ 1901. Spegazzini 11289 (LP); Las Cuevas (32°48'43"S, 70°03'01"W) mar/1918. Hauman 70 (BA 40879); Las Cuevas, Cristo Redentor (32°49'31"S, 70°04'14"W) 3200-4000 msnm. Dawson 94 (LP 43064 A/B); Las Cuevas, camino al Cristo Redentor (32°49'14"S, 70°03'46"W) feb/1921. Hosseus 2200 (CORD); Valle de las Cuevas (32°48'30"S, 70°03'24"W) feb/1921. Hosseus 2163 (CORD); Río Las Cuevas, Puente del Inca (32°49'19"S, 69°55'08"W) feb/1926. Yepes s/n (BA 26/738); Paramillo de las Cuevas, cordillera de los Andes (32°28'29"S, 69°09'36"W) 3800 msnm. s/leg. (BA 40878); Las Cuevas. Quebrada de Benjamín Matienzo (32°48'19"S, 70°05'34"W) feb/1934. Pérez Moreau s/n (BA 12550); Estación Cuevas (32°48'48"S, 70°02'50"W) 3360 msnm. Tellechea 5 (LIL 178266); Dpto. Las Heras, Puente del Inca (32°49'19"S, 69°55'25"W) 3100 msnm. ene/1918. Sanzin s/n (Ruíz Leal 1582, MERL); Las Heras. Quebrada de Penitentes, 2900 msnm, ladera oeste (32°50'36"S, 69°50'27"W) ene/1985. F.D. Mellaned s/n (Ruíz Leal, MERL 46392); Uspallata, estribaciones del cerro Colorado, frente al Pto. de los Alojamientos (32°35'23"S, 69°19'57"W) 2350 msnm. dic/1984. F.A. Roig, L.A. del Vitto, L.A. Ciccarelli y S.S. Marqués s/n (MERL 54996). **SAN JUAN:** Dpto. Caucete, Sierra Pie de Palo: Aguada Vieja, rumbo a El Balcón (31°23'36"S, 67°57'52"W) nov/ 2002. Barboza, Oberti y Márquez 335 (CORD); Dpto. Angaco, Sierra de Pie de Palo, subiendo por el camino al Mogote Los Corralitos, en la Quebrada del Molle: La Aguada (31°22'36"S, 68°08'41"W) 2150 msnm. dic/1980. Hunziker, Subilis y Toledo 23836 (CORD); Dpto. Angaco, Sierra de Pie de Palo, subiendo por el camino al Mogote Los Corralitos, en la Quebrada del Molle (31°23'06"S, 68°07'35"W) nov/1980. Hunziker, Subilis y Toledo 23769 (CORD).

6.- *Arjona chubutensis* Dusén. Reports of the Princeton University Expeditions to Patagonia 1896-1899. 8: 106, pl. 4. 1914. (figura 6.30).

Holotipo: Argentina, Patagonia, territorio del Chubut, ene/1902. *Högberg s/n.* (R-402, S!) imagen digital.

Isotipo: Argentina, Patagonia, territorio del Chubut, ene/1902. *Högberg s/n.* (SI 12345!)

Hierbas erguidas, de 7,5-15 cm de altura. Rizomas rastreros, rara vez ramificados; sin tubérculos o al menos éstos desconocidos. Vástagos con ramas laterales ascendentes, dando la apariencia de un candelabro laxo, nunca aracnoideas, estériles, glabras, subtendidas por una hoja lanceolada. Hojas adnatas a las ramas, distantes entre sí e incluso yuxtapuestas, pero nunca imbricadas, de lineares a linear-oblongas, de 9-12,8 mm de largo x 0,7-1,6 mm de ancho, coriáceas, con el margen revoluto, glabras o glabrescentes, obtusas e incurvadas en el ápice, terminando en mucrónulo inerme más o menos oscuro, paralelódromas, con 1 a 3 venas principales de las cuales sólo la central es usualmente visible y prominente en la cara abaxial;

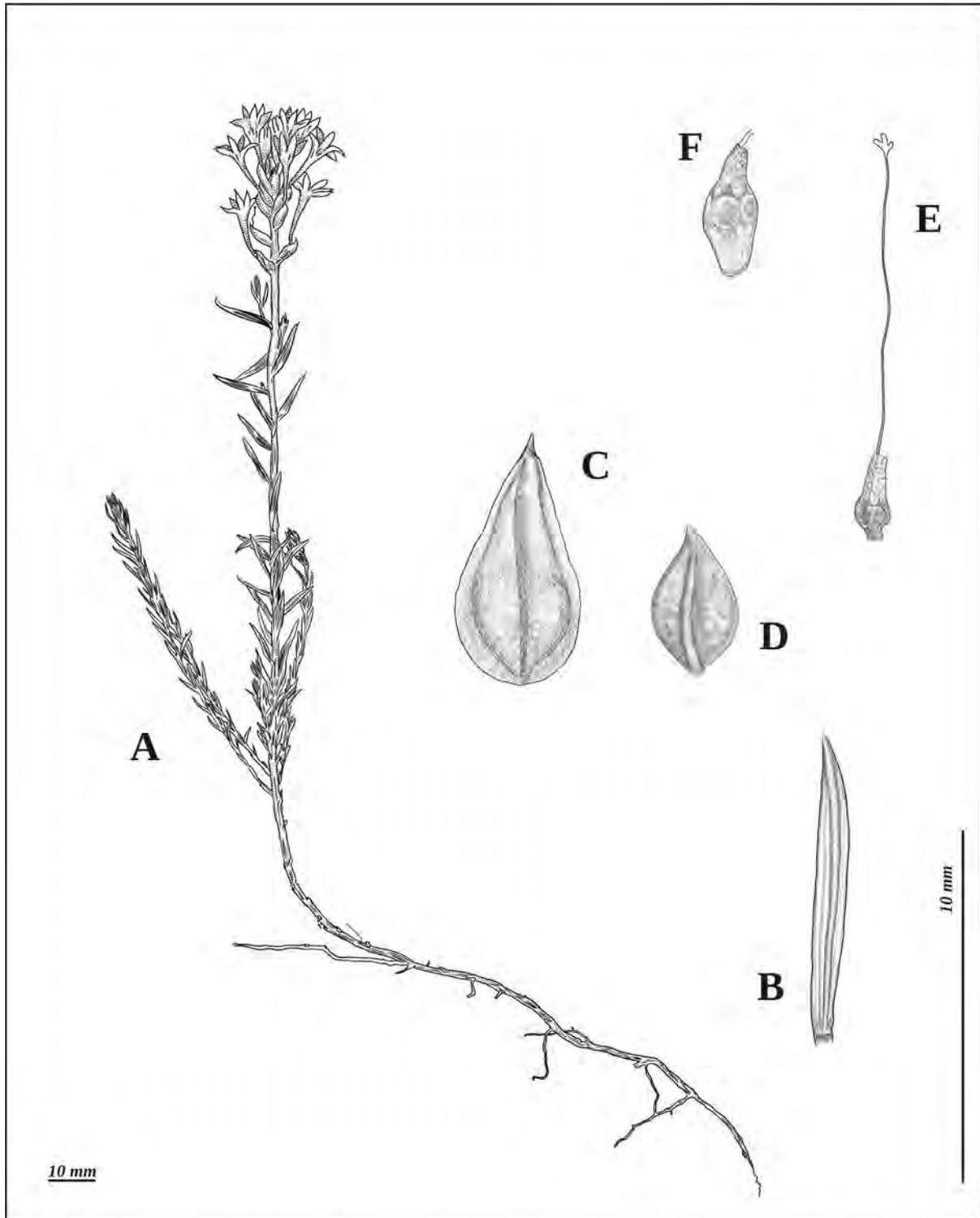


Figura 6.30 *Arjona chubutensis* Dusén A) porte de la planta, B) hoja; C) bráctea; D) bracteola; E) detalle del gineceo (ovario, estilo, estigma); F) fruto.

las hojas distales del vástago a menudo alcanzando la base de la inflorescencia, de 10-14 mm de largo x 0,8 mm de ancho. Espigas corimbiformes, plurifloras, más o menos laxas con (6) 9-

11 flores; brácteas ovadas, de 5,5-7,2 mm de largo x 2,8-3,2 mm de ancho, glabras en ambas caras, con 3 venas inconspicuas o con la central más o menos prominente, apiculadas; bracteolas ovado-lanceoladas, de 3,5-4,5 mm de largo x 3-3,2 mm de ancho, de glabrescentes a pubérulas en la cara externa, con los márgenes algo expandidos, ocasionalmente, a modo de alas más o menos traslúcidas. Flores con corolas pardo-blanquecinas en material herborizado, de 11-15 mm de largo, lóbulos oblongos, de 3,5-6 mm de largo x 1-2 mm de ancho, obtusos; estambres con filamentos de hasta 0,8 mm, anteras de 1,3-1,9 mm de largo; ovario ovoide, cónico, algo ensanchado en su ápice y decurrente en una base más o menos aplanada, de 2-2,5 mm de largo x 1,3-1,5 mm de ancho, estilo de (6,5) 9-12,5 mm de largo, usualmente sin alcanzar la altura de las anteras, estigma 3 (4) lobado, con lóbulos de 0,1-0,4 mm de largo. Fruto de hasta 3 mm de largo x 2,5 mm de ancho, el exocarpo con costas imperceptibles o casi, coronado por los restos del disco y una protuberancia distal de hasta 0,7 mm conformada por la base del estilo y de la corola persistente.

Fenología

Los materiales revisados florecen entre los meses de noviembre a enero (figura 6.31). Algunas de las etiquetas consignan que las flores pueden ser de color blanco, blanco-amarillentas o en ocasiones purpúreas.

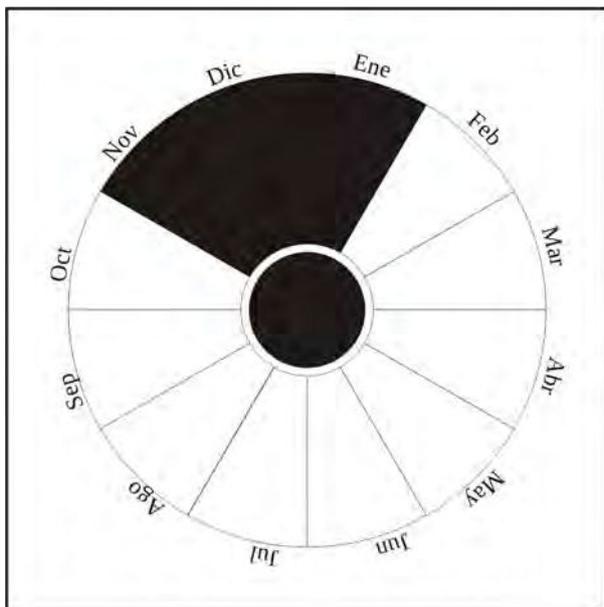


Figura 6.31 Rango de floración de *A. chubutensis*

Distribución Geográfica

En Argentina se distribuye entre las provincias de Neuquén y Río Negro (figura 6.32), en zonas cordilleranas a 1500-1700 msnm. El material tipo refiere suelos arenosos a 600 msnm. Resulta llamativa la ausencia de registros en la cordillera de Chubut a pesar de que el epíteto específico refiere a esta provincia. Esto podría deberse a la ausencia colectas en la zona y no a una disyunción en la distribución de la especie. En Chile se encontraron dos ejemplares en la Araucanía, cerca de Malleco y Pino Hachado, limítrofe con la provincia de Neuquén.



Figura 6.32 Mapa de distribución de *Arjona chubutensis*

Observaciones nomenclaturales

El título del trabajo en que Dusén publica la especie, se refiere a expediciones realizadas a Patagonia entre los años 1896-1899, aunque la etiqueta de ambos materiales refieren como

fecha de colecta el año 1902. Esto significa que podrían corresponderse a viajes posteriores a esa expedición, aunque incluidos en el trabajo teniendo en cuenta que la fecha de publicación es posterior. El material holotipo (figura 6.33) se encuentra depositado en Suecia (S) y existe un isotipo depositado en el Instituto Darwinion, Argentina (SI).



Figura 6.33 Holotipo de *Arjona chubutensis* Dusén.

Observaciones Morfológicas

Si bien en la descripción original de *A. chubutensis* se menciona que las hojas son uninervias, en ocasiones se observa a simple vista un par de venas basales que no llegan al ápice y son prácticamente inconspicuas. Esto ha sido corroborado anatómicamente en esta tesis. De igual modo Dusén (1914) también refiere como diagnóstico que los tricomas que se encuentra en el interior del tubo de la corola supera la línea de los estambres. No obstante, este carácter no es excluyente y carece de valor diagnóstico. Además las anteras no son “*casi sésiles*” como señala el protólogo, sino que tienen un breve filamento tal como ocurre en el resto de las especies del género. En el ejemplar BA 83949 se hallaron flores con 4 ramas estigmáticas, aunque esta particularidad no reviste valor diagnóstico y probablemente se deba a eventos accidentales durante la ontogenia de la flor.

Arjona chubutensis ha sido determinada erróneamente, en las colecciones, como *A. tuberosa*, aunque difiere de ésta por la ausencia de tubérculos y por las hojas linear o linear-oblongas, glabrescentes, mucronuladas e incurvadas en el ápice, con la vena central prominente en la cara abaxial. En *A. tuberosa*, en cambio, las hojas son más o menos imbricadas, ovado-lanceoladas, con 3 venas prominentes en la cara abaxial y nunca incurvadas en su ápice.

Materiales Consultados

ARGENTINA, NEUQUÉN: Sierra Mamuil-Malal, Parque Nacional Lanín (39°41'29"S, 71°18'55"W) 1700 msnm. ene/1968. Dimitri 9654 (BA 83950); Parque Nacional Lanín, Cerro Rucachoroi (39°14'24"S, 71°10'54"W) 1700 msnm. ene/1968. Dimitri 9592 (BA 83951); Lago Quillén (39°24'07"S, 71°20'17"W) dic/1937. Giacobbi s/n (LP 50252); San Martín de los Andes, Cerro Colorado, Lolog (40°08'28"S, 71°13'28"W) dic/1926. H.F. Comber 863 (E 399351). **RÍO NEGRO:** Nahuel Huapi, Cerro Otto (41°08'32"S, 71°23'02"W) nov/1966. Kraftsek 9885 (BA 83947); Parque Nacional Nahuel Huapi, Río Ñireco, margen derecha (41°10'24"S, 71°18'106"W) dic/1948. Montiel 10352 (BA 83949); Bariloche, El Bolsón, Cerro Piltriquitron (41°59'35"S, 71°28'39"W) 1500 msnm. ene/1973. Cabrera 23069 (LP); Bariloche, Parque Nacional Nahuel Huapi, faldeos del Cerro Santa Elena (41°34'00"S, 71°35'60"W) ene/1952. Fabris y Solbrig 1203 (LP 899370); Parque Nacional Nahuel Huapi, faldeos del cerro Santa Elena (41°34'04"S, 71°35'59"W) ene/1952. Boelcke y Correa 6203 (SI 216556); Nahuel Huapi, camino al cerro Ñireco (41°13'15"S, 71°20'07"W) ene/1942. Bernasconi s/n (SI 16286); Bariloche (41° 8'05"S, 71°18'37"W) nov/1926. R.C. y E.S. Shannon 14 (US 1541456). **CHILE, IX REGIÓN de LA ARAUCANÍA:** Prov. Malleco, Paso Pino Hachado, ladera exposición sur (38°40'00"S, 70°54'00"W) 1875-1920 msnm. ene/1996. A. Marticorena, N. Mazzeo, B. Dardano y C. Cazals 416 (CONC 135275); Prov. Malleco, Lonquimay, Paso Pino Hachado (38°39'00"S, 70°54'00"W) 1600 msnm. feb/1991.

B. Ruthsatz 7631 (CONC 135723); **XII REGIÓN de MAGALLANES y la ANTÁRTICA CHILENA**: Región del Estrecho ene/1900. s/leg. (SGO 84760pp).

7.- *Arjona pusilla* Hook. f. Flora Antarctica 2: 342. 1847. (figura 6.34).

Lectotipo: Argentina, Cape Gregory, s/fecha. Capt. King s/n (K 573525!) imagen digital. Aquí designado.

Isolectotipo: Argentina, Cape Gregory, s/fecha. Capt. King s/n (K 573524!) imagen digital. Aquí designado.

≡ *Arjona minima* Hieron. Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba 4(1): 30. 1881.

Lectotipo: Argentina, San Juan, Leoncito, Ciénaga del Medio, ene/1876. *Etchegaray s/n* (B 100248137!) imagen digital. Aquí designado.

Isolectotipo: Argentina, San Juan, Leoncito, Ciénaga del Medio, ene/1876. *Etchegaray s/n* (CORD 2290!) imagen digital Aquí designado.

≡ *Arjona ameghinoi* Speg. Anales del Museo Nacional de Buenos Aires 7(2): 159. 1902.

Holotipo: Argentina, Chonkenk-Aik (Río Chico) a orillas del río en terreno húmedo, ene/1897. *Ameghino s/n*, LPS 11259! (LP).

≡ *Arjona glaberrima* Pilger, Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie 37: 398. 1906.

Holotipo: Perú, Lima, 4500 msnm, abr/1905. *Weberbauer 5157* (B!) imagen digital.

Hierbas gráciles, de 4,5-9,5 (16,5) cm de altura. Rizomas rastreos; tubérculos fusiformes de 15-25 mm de largo x 2,6 mm de ancho, perpendiculares al rizoma, rugosos en su superficie en material herborizado. Vástagos con ramas laterales procumbentes y aparasoladas, nunca aracnoideas, glabras, estériles o en ocasiones floríferas. Hojas distantes entre sí, lineares, nunca adnatas, de 10,5-19,5 mm de largo x 0,7-1,4 mm de ancho, papiráceas, revolutas, glabras, más o menos obtusas, mucronuladas, inermes, hifódromas, la vena central si visible nunca prominente, las hojas en el vástago nunca alcanzando la base de la inflorescencia. Espigas racemiformes de apariencia escorpioidea, paucifloras, laxas, con 2-3 (4) flores, las basales sésiles y la terminal con un pedicelo breve de hasta 3 mm de largo; brácteas ovadas, de 3,5-6 mm de largo x 2-3,2 mm de ancho, glabras o glabrescentes en la cara externa, glabras en la interna, apiculadas; bracteolas ovado-lanceoladas, de 2,5-5,5 mm de largo x 2-3,2 mm

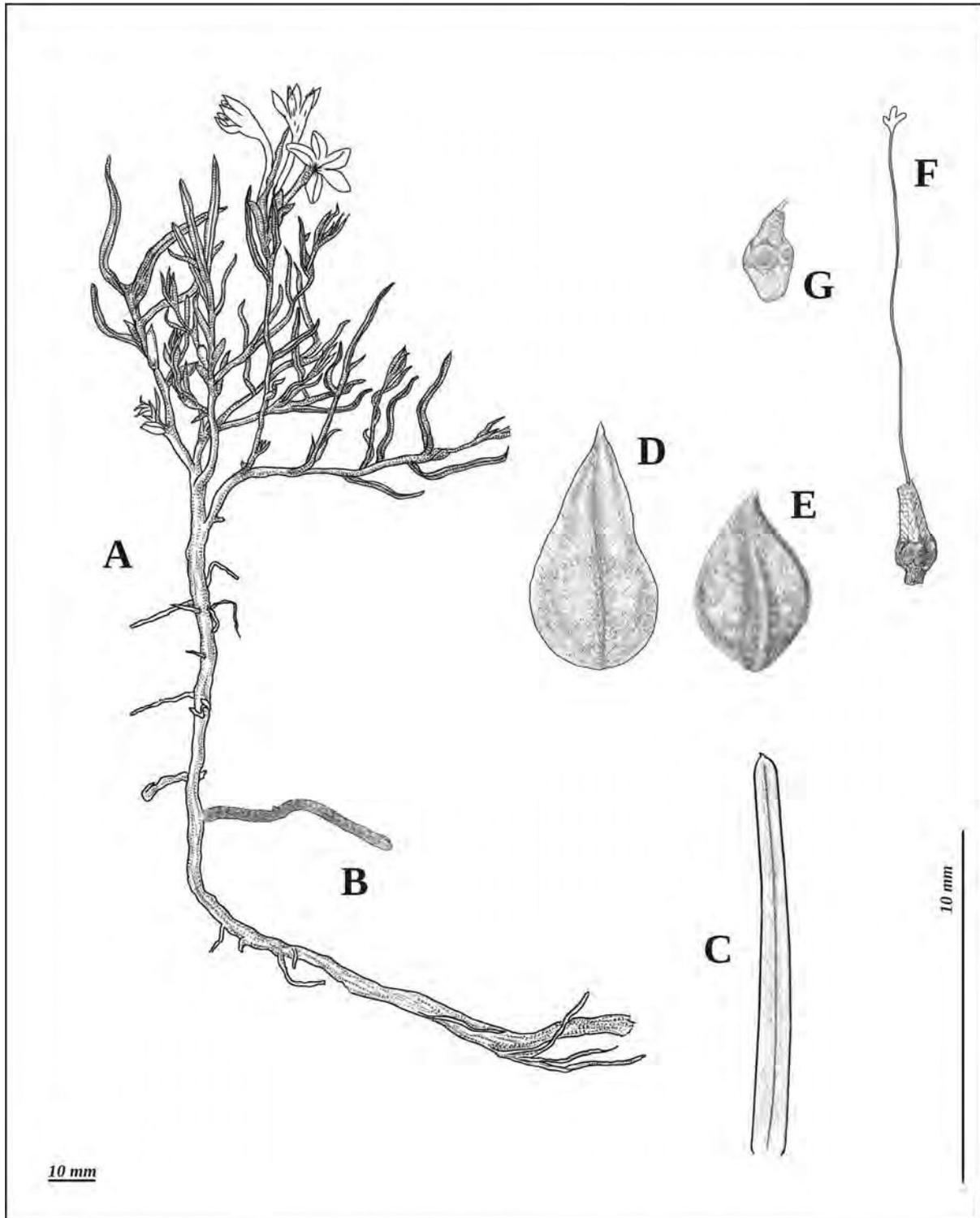


Figura 6.34 *Arjona pusilla* Hook f. A) porte de la planta, B) tubérculo; C) hoja; D) bráctea; E) bracteola; F) detalle del gineceo (ovario, estilo, estigma); G) fruto.

de ancho, atenuadas en el ápice, de glabrescentes a pubérulas en la cara externa. Flores de corolas blanquecinas o purpúreas, pardo-blanquecinas en material herborizado, glabrescentes

o pubérulas, de 8-17 mm de largo, lóbulos oblongo-lanceolados, de 3-6,5 mm de largo x 0,7-3 mm de ancho, agudos; estambres con filamentos de hasta 1 mm de largo, anteras de 1-1,5 mm de largo sobresaliendo brevemente de la garganta de la corola; ovario ovoide, de 1,4-2,5 mm de largo x 0,7-1,5 mm de ancho, estilo heterostílico de 7-14 (17) mm de largo, a menudo exerto en las formas longistilas, estigma (2) 3 (4) lobado, con lóbulos de 0,2-0,4 mm de largo. Fruto de hasta 2,5 mm de largo x 2 mm de ancho, protegido por las brácteas acrescentes, glabras y lignificadas, el exocarpo liso o levemente ruguloso con 5 costas poco prominentes pero perceptibles, coronado por restos del disco y por una protuberancia distal de hasta 0,7 mm conformada por la base del estilo y de la corola persistente.

Fenología

Florece entre los meses de noviembre a febrero, aunque existen algunos ejemplares florecidos en el mes de marzo (figura 6.35). Algunas etiquetas resaltan como un carácter distintivo el color blanco de sus flores.

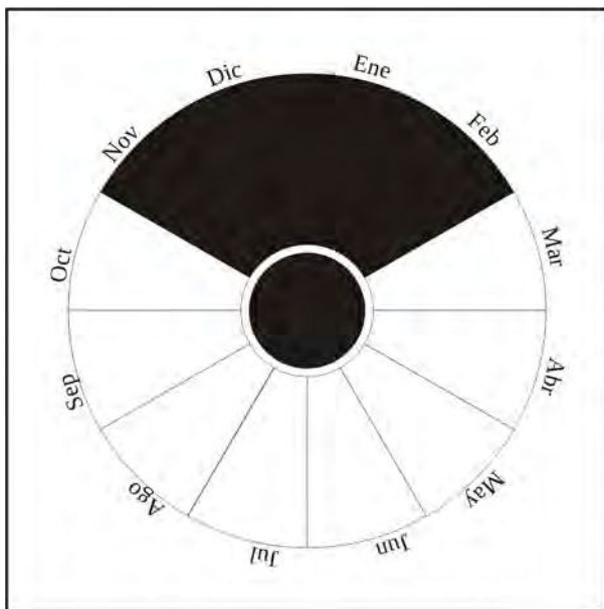


Figura 6.35 Rango de floración de *A. pusilla*

Distribución Geográfica

La especie distribuye en el sur de América del Sur en la cordillera de los Andes. En Argentina se extiende desde la provincia de San Juan hasta Tierra del Fuego formado un arco que

escurre hacia la meseta patagónica en la provincia de Santa Cruz. Al observar el mapa se observa una disyunción en la distribución con un área de vacancia entre las provincias de Neuquén y Mendoza que, probablemente, podría deberse a la ausencia de colectas en la zona. En Chile se distribuye en la Región de Los Lagos, la Región de Aysén y la Región de Magallanes (figura 6.36).



Figura 6.36 Mapa de distribución de *Arjona pusilla*

Si bien está reportada para la cordillera boliviana en bofedales y otros lugares húmedos asociados a cuerpos de agua (Meneses *et al.*, 2015). Carla Maldonado (Directora del Herbario Nacional de Bolivia) me ha asegurado que las localidades para las cuales se ha registrado la especie son aisladas y que existen tan solo nueve materiales depositados en la colección del LPB. Si bien he podido acceder a la base de datos de la institución con las coordenadas de la

ubicación geográfica de esos ejemplares no he podido consultarlos y por lo tanto no puedo corroborar su identidad.

Por otra parte, existen registros de la especie para la provincia de Huarochiri en Perú, aunque el Dr. Asunción Cano Echevarría (com. pers.) refiere que en el Museo de Historia Natural de la Universidad Mayor de San Marcos (SMF), donde se desempeña como Profesor Principal del Dpto. Académico de Botánica, hay solo dos ejemplares rotulados como *A. glaberrima*.

La altitud a la que puede encontrarse la especie varía entre 600 msnm en la patagonia santacruceña, Argentina, hasta poco más de 2000 msnm en parte de la cordillera en Argentina y Chile, aunque para Bolivia se citan localidades que alcanzan entre 4300-5000 msnm. El sustrato puede ser variable encontrándose especímenes sobre suelos basálticos, arenosos e incluso sobre suelos húmedos y cercanos a los cauces de río, tal como se lee en la etiqueta del material tipo de *A. ameghinoi*.

Observaciones nomenclaturales

Hooker (1847) en el protólogo de *Arjona pusilla* cita como localidades de referencia al Estrecho de Magallanes (*Strait of Magalhaens*), a Puerto San Gregorio (*Port Gregory*) y a Cabo Negro (*Cape Negro*). A pesar de que el autor refiere que sólo ha sido colectada en el Estrecho de Magallanes, Puerto de San Gregorio se localiza en la actual provincia del Chubut. Estos materiales, salvo el perteneciente a Cabo Negro que pareciera haber sido colectado por Charles Darwin (y del que no he podido establecer su paradero), se encuentran depositados en el herbario de Kew y montados en una única cartulina, aunque con números diferentes (K 573524!; K 573525!). Dado que en el protólogo se citan ejemplares provenientes de localidades y colectores diferentes he designado como lectotipo al ejemplar colectado por el capitán King (K 573525!) por ser el que refleja con mayor exactitud la descripción original (figura 6.37).

Observaciones morfológicas

Si bien *A. pusilla* parece ser una especie bastante homogénea y fácilmente reconocible en relación al resto de las especies del género, es posible encontrar cierta variabilidad en algunos

caracteres, siendo especialmente llamativas las diferencias de tamaño existente entre los especímenes que, por otra parte, han sido erróneamente asignados a especies distintas.



Figura 6.37 Lectotipo de *Arjona pusilla* Hook f. (K 573525!), isolectotipo (K 573524!). Aquí designados.

He podido observar individuos adultos florecidos que miden tan sólo 2,5-3 cm de altura (identificados como *A. glaberrima* y como *A. minima*), llegando en promedio a unos 6-8 cm,

aunque algunos de los ejemplares revisados, entre ellos el material designado como holotipo de *A. ameghinoi* Speg., superan considerablemente ese tamaño, alcanzando hasta 20 cm de altura. En la etiqueta de este ejemplar se consigna que el mismo ha sido colectado a “orillas del río, en terreno húmedo”, lo que probablemente explique la diferencia de tamaño encontrado. No existen caracteres, en mi opinión, que permitan considerar a *A. glaberrima*, a *A. minima* (para la cual se designa lectotipo en esta tesis) ni a *A. ameghinoi* como especies diferentes de *A. pusilla* (figura 6.38). De esta manera, en esta tesis se confirma lo expresado por Dawson (1984), quien citando a Skottsberg (1917), considera a *A. ameghinoi* como una forma “grande” de *A. pusilla*.

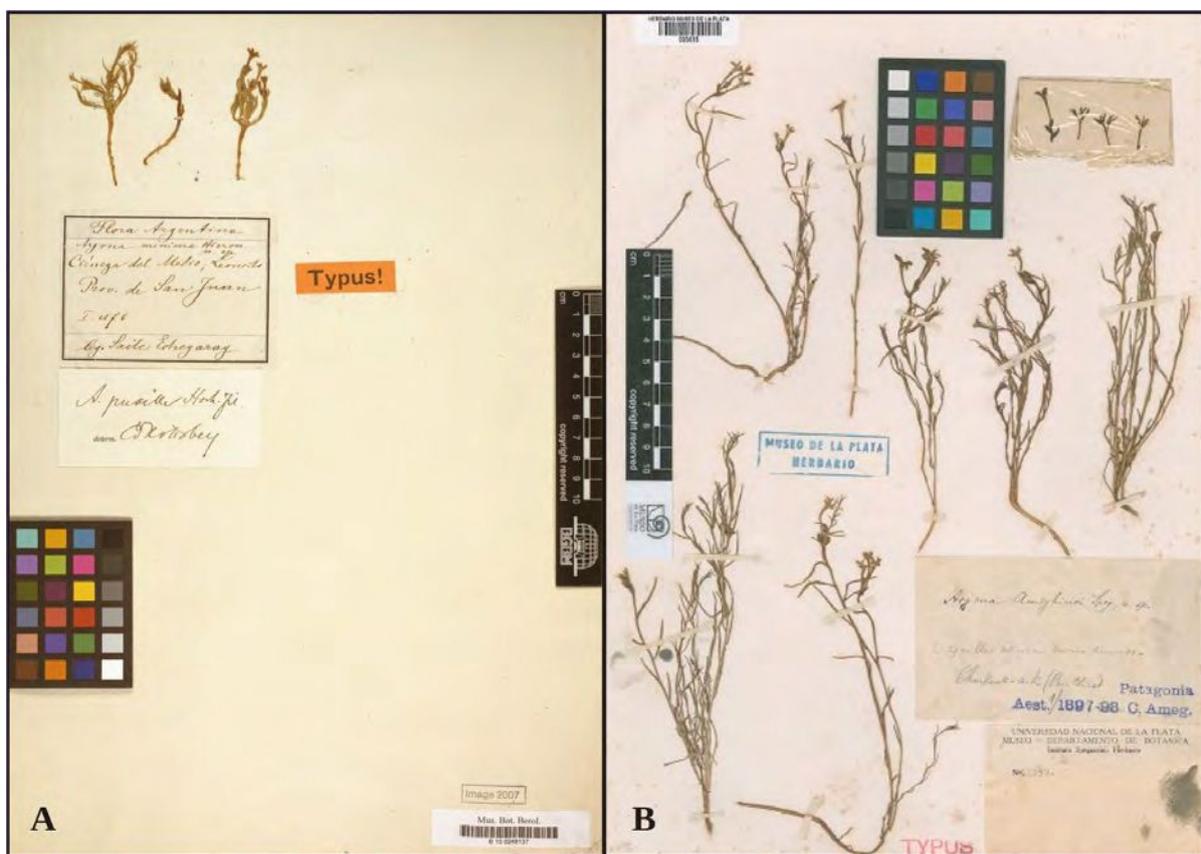


Figura 6.38 A) lectotipo de *Arjona minima*. Aquí designado; B) holotipo de *A. ameghinoi*. Nótese la similitud de ambas con *A. pusilla*

En la mayoría de las flores observadas en el ejemplar descrito por Spegazzini bajo *A. ameghinoi*, el estilo termina en 3 ramas estigmáticas breves y más o menos globosas, tal como ocurre en el resto de las especies del género, aunque he encontrado flores con sólo 2 ramas

estigáticas y otras, incluso en la misma inflorescencia, con 4 ramas estigáticas, aunque el carácter no es citado en el protólogo de la especie y en mi opinión no reviste valor diagnóstico. La afirmación de Spegazzini de diferenciar a esta especie de las restantes por la ausencia de tricomas en el interior del tubo de la corola resulta inexacta ya que he podido corroborar la existencia de tricomas detrás de los estambres en las flores del material tipo, tal como aparecen en el resto de las especies del género.

A. pusilla difiere del resto de las especies del género por su porte grácil con ramas de aspecto aparasolado, hojas lineares, glabras, e inflorescencias paucifloras que no superan las 2-3(4) flores y que se ubican en el ápice del vástago u ocasionalmente en las ramas laterales.

Materiales revisados

ARGENTINA, CHUBUT: Carrenleufú, Patagonia (43°35'07"S, 71°42'12"W) ene-mar/1900. N. Illín s/n (LP 11255); Río Corcovado (43°31'47"S, 71°36'21"W) feb-mar/1900. N. Illín s/n (LP 11256); Río Corcovado (43°34'32"S, 71°40'05"W) ene/1904. N. Illín s/n (BA 40885); Lago Burmeister, en sierras basálticas (45°23'24"S, 72°35'09"W) dic/1900. s/leg. LPS 11257 (LP); Río Senguer (45°25'02"S, 70°19'47"W) ene/1913. Kraglievich 40886 (BA); Travesía de Rawson a las Cordilleras (42°11'55"S, 71°17'50"W) nov/1903. N. Illín 27 (LP); Gran Cañadón (42°05'48"S, 71°36'03"W) 1899. s/leg., LPS 11258 (LP); Esquel, Lago Esquel (42°53'49"S, 71°24'05"W) dic/1940. Kúhuemam 37264 (BA); Altiplano al oeste de Rada Tilly (46°04'14"S, 67°42'18"W) 2000 msnm. s/leg. LPS 11286 (LP). **MENDOZA:** Dpto. Malargüe, pasando Castillos de Pincheira (35°31'60"S, 69°55'60"W) 2150 msnm. nov/2010. Zuloaga, Salariato, Zanotti, Zavala 12318 (SI 164710). **NEUQUÉN:** Dpto. Aluminé, de Ñorquinco a Aluminé, ruta provincial 11, Parque Nacional Lanín, en la orilla del Lago Pulmarí (39°08'45"S, 71°13'42"W) 1080 msnm. nov/2010. Zuloaga, Salariato, Zanotti y Zavala 12658 (SI 141192). **RÍO NEGRO:** Parque Nacional Nahuel Huapí, San Ramón, punta Mallín de los Chilotes (41°04'59"S, 71°07'59"W) dic/1950. Boelcke 4444 -duplicado- (CTES 152046); Dpto. Bariloche, Estancia Fortín, Chacabuco, en el bosque de galería al lado de un arroyo (41° 2'43"S, 71°09'09"W) dic/1988. Faggi s/n, BA 78270 (BA). **SAN JUAN:** Dpto. Calingasta, Vega de la Invernada (31°20'18"S, 69°25'029"W) 2980 msnm. feb/1988. Kiesling y Peralta 6959 (SI 75032); Dpto. Calingasta, río Manrique a portezuelo de Potrerillos (31°00'00"S, 69°50'00"W) 3000 msnm. ene/1991. Kiesling, Peralta y Ulibarri 7687 (MERL 60414); Dpto. Iglesias, curso superior del Arroyo de la Quebrada de la Pancha, entre Portezuelo de Concota y Llanos de Concota: Quebrada de la Vicuñita, Quebrada de la Guardia (29°57'27"S, 69°37'48"W) 3600 msnm. ene/1981. Subilis 2892 (CORD); Dpto. Iglesia, noroeste de Tudcum, sobre la carretera RP 413, entre el puesto de control policial y Paso Conconta (30°01'68"S 69°34'34"W) 3610 msnm. ene/2009. Chiapella y Vitek 2445 (CORD); Quebrada Descubrimiento Viejo (29°01'02"S, 69°00'58"W) 3300-3450 msnm. dic/1915. Expedición San Juan – La Rioja, Hosseus 1032 (CORD); Quebrada de las Mulas, Quebrada Descubrimiento Viejo (29°00'58"S, 69°01'06"W) 3500 msnm. dic/1915. Expedición La Rioja – San Juan, Hosseus 1485 (CORD); Dpto. Iglesias, Fierro Viejo (29°23'52"S, 69°21'56"W)

3540 msnm. mar/1962. Ruiz Leal 22168 (MERL). **SANTA CRUZ:** Güer Aike (51°29'05"S, 70°48'55"W) dic/1945. O'Donell 4058 (LIL 130046); Parque Nacional Perito Moreno, Mallín del Río Bilbao (47°48'20"S, 72°13'06"W) feb/1965. Dimitri y Correa Luna 8162 (BA 83944); Santa Cruz, 5km al NE del Lago Belgrano (47°48'20"S, 72°13'06"W) 1050 msnm. dic/1980. J.M. Cei y S.S. de Cei (MERL 30805); Santa Cruz, mesetas altas a 800 msnm. ene/1930. Donat 226 (LP); Patagonia andina, territorio de Sta. Cruz, Río Fénix (46°36'49"S, 70°51'31"W) dic/1908. Expedicio Suecica 1907-1909, C. Skottsberg 638 (SGO 59006); Río Turbio, Estancia Glencross (51°49'38"S, 71°41'17"W) 100 msnm. dic/1950. H. Sleumer 981 (US 2055816). **TIERRA del FUEGO:** Estancia Los Cerros (54°21'40"S, 67°48'35"W) ene/1929. H. Roivainen s/n (SGO 679342); entre Castillo e Hito 15 (53°34'08"S, 69°06'59"W) ene/1933. Castellanos 7680 (BA); Dpto. Río Grande, Estancia Santa Ana (54°17'10"S, 66°45'29"W) dic/2010. Lencinas s/n (TDF 699 pp.); Dpto. Río Grande, Estancia Cullen (52°52'11"S, 68°30'37"W) dic/2012. Lencinas s/n (TDF 790); Dpto. Río Grande, Estancia Rivadavia (54°30'92"S, 67°11'01"W) dic/2012. Lencinas s/n (TDF 751). **BOLIVIA, LA PAZ:** La Paz, Murillo, Meneses 428 (LPB); Murillo, Estenssoro 295 (LPB). **CHILE, X REGIÓN de los LAGOS:** Provincia Capitán Prat, Cuenca del Río Baker, Sector los Maitenes, Ea. Ricardo Rivera (47°09'22"S, 72°39'54"W) 495 msnm. dic/2007. Domínguez 989 (CONC 177178); Camino Coyhaique-Balmaceda, Aysen (45°45'S, 71°55'W) 1000 msnm. dic/1954. Pfister s/n (CONC 18415). **XI REGIÓN de AYSÉN:** Cerro Guido, Estancia Guido-Magallanes (50°54'00"S, 72°28'00"W) 700–900 msnm. ene/1952. Pfister - Ricardi s/n (CONC 12143); Prov. Capitán Prat, Cochrane. Balsa Colonia (47°18'S-72°52'W) 115 msnm. nov/2006. Rodríguez y Ruiz 4472 (CONC 166414); Prov. Capitán Prat. Cochrane. Sector El Manzano (47°10'00"S, 72°40'00"W) 445 msnm. dic/2006. Marticorena, Ramírez, Martínez y Vidal 929 (CONC 168848). **XII REGIÓN de MAGALLANES y la ANTÁRTICA CHILENA:** Sierra de los Baguales. Cerro Santa Lucía (50°44'00"S, 72°20'00"W) 700 msnm. dic/1984. MTK Arroyo, O. Dollenz y A. Landero 841078 (CONC 76956); Prov. Última Esperanza. Sierra de los Baguales, Estancia La Cumbre. Campo Estancia Vieja (50°43'00"S, 72°23'00"W) 800 msnm. dic/1986. A. Landero 707 (CONC 93252); Prov. Magallanes, San Gregorio, Parque Nacional Pali Aike, Sector escorial (52°00'00"S, 69°44'00"W) 170 msnm. dic/2000. E. Domínguez y A. Elevebakk 16 (CONC 157101); Prov. Última Esperanza, Puerto Nataless, Torre del Paine (51°08'00"S, 72°40'00"W) dic/2010. C. Hernández Herb. SAG 5127 (CONC 175611); Pcia. Última Esperanza, 4-5km SE de Estancia Guido (50°55'00"S, 72°20'00"W) dic/1995. Arve Elvebakk (95:545) y Eli Robertsen (CONC 131992); Magallanes, Estrecho de Magallanes, Puerto Pecket. 1841. Hombron s/n (P 5338185). **PERU: HUAROCHIRI,** Huarochiri, González 2815 (USM).; **SIN LOCALIDAD:** Argentina, ene/1900. s/leg., 227 (LPS 11236); Fuegia media, ¿Estancia? La Marina nov/1929. H. Roivainen s/n (SGO 679340).

8.- *Arjona longifolia* Phil. Anales de la Universidad de Chile 21(2): 405. 1862. (figura 6.39).

Holotipo: Argentina, Mendoza, San Rafael, s/fecha. W. Díaz s/n (SGO 47715!)

≡ *Arjona linearis* Miers. The Journal of the Linnean Society. Botany. 17: 133. 1878 [1880].

Holotipo: Argentina, Mendoza, Villa Vicencio. Miers 574 (BM)

≡ *Arjona megapotamica* Malme. Arkiv för Botanik 22A(7): 3. pl. 1. 1928.
Lectotipo: Brasil, Río Grande do Sul, Porto Alegre, Morro da Policia, nov/1926.
Malme 569 (S, R-403!) imagen digital. Aquí designado.
Isolectotipo: Brasil, Río Grande do Sul, Porto Alegre, Morro da Policia, nov/1926.
Malme 569 (B 101154078!) imagen digital. Aquí designado.

≡ *Arjona schumanniana* Pilger. Notizblatt des Königl. Botanischen Gartens und
Museums zu Berlin. 10 (100): 1029. 1930.
Lectotipo: Brasilia, s/fecha. *Sellow 3913* (B 100248138!) imagen digital. Aquí
designado.
Isolectotipo: Brasilia, s/fecha. *Sellow 3913* (B 100248139!) imagen digital. Aquí
designado.
Paratipo: Montevideo, dic/1846. *Sellow 3176* (F0BN 14346!) imagen digital.

≡ *Arjona brasiliensis* Schum. Notizblatt des Königl. Botanischen Gartens und
Museums zu Berlin. 10 (100): 1029. 1930, *nomen nudum*.

Hierbas erguidas de 20-26 (32) cm de altura. Rizoma rastrero, ramificado; tubérculos ovoides, de 7-11 (15) mm de largo x 5-8 mm de ancho, a menudo aguzados en el ápice, rugosos en su superficie en material herborizado. Vástagos ramificados desde la base, ésta en ocasiones más o menos lignificada, ramas laterales ascendentes dando una apariencia más o menos ramosa o en ocasiones fruticulosa, glabras o glabrescentes, usualmente floríferas, con hojas jóvenes y estériles en su axila que en ocasiones desarrollan en una rama. Hojas distantes entre sí con entrenudos bien marcados, lineares o linear-lanceoladas, nunca revolutas ni adnatas, de 18-40,2 mm de largo x 1,4-2 mm de ancho, papiráceas, pubérulas, obtusas, terminando en un mucrón pungente, amarillento, paralelódromas, con 3 venas visibles pero no prominentes en la cara abaxial que corren paralelas desde la base y convergen hacia el ápice, en ocasiones con un par externo e inconspicuo que no alcanza el ápice; las hojas del vástago sin alcanzar la base de la inflorescencia. Espigas pedunculadas, corimbiformes, plurifloras con 13-19 flores, las distales más o menos densas y las basales algo más laxas; brácteas ovado-lanceoladas, de 6-7,8 mm de largo x 2,1-4 mm de ancho, pubérulas en la cara externa, glabras en la interna, 3-nervias, apiculadas en el ápice; bracteolas ovadas, de 2,7-4,5 mm de largo x 2-2,5 mm de ancho, agudas en el ápice, pubescentes en la cara externa. Flores con corolas pardo-blanquecinas en material herborizado, de pubescentes a tomentosas en la cara externa, de 11,5-19,2 mm de largo, lóbulos oblongos, de 4,5-7 mm de largo x 1,7-2,8 mm de ancho,

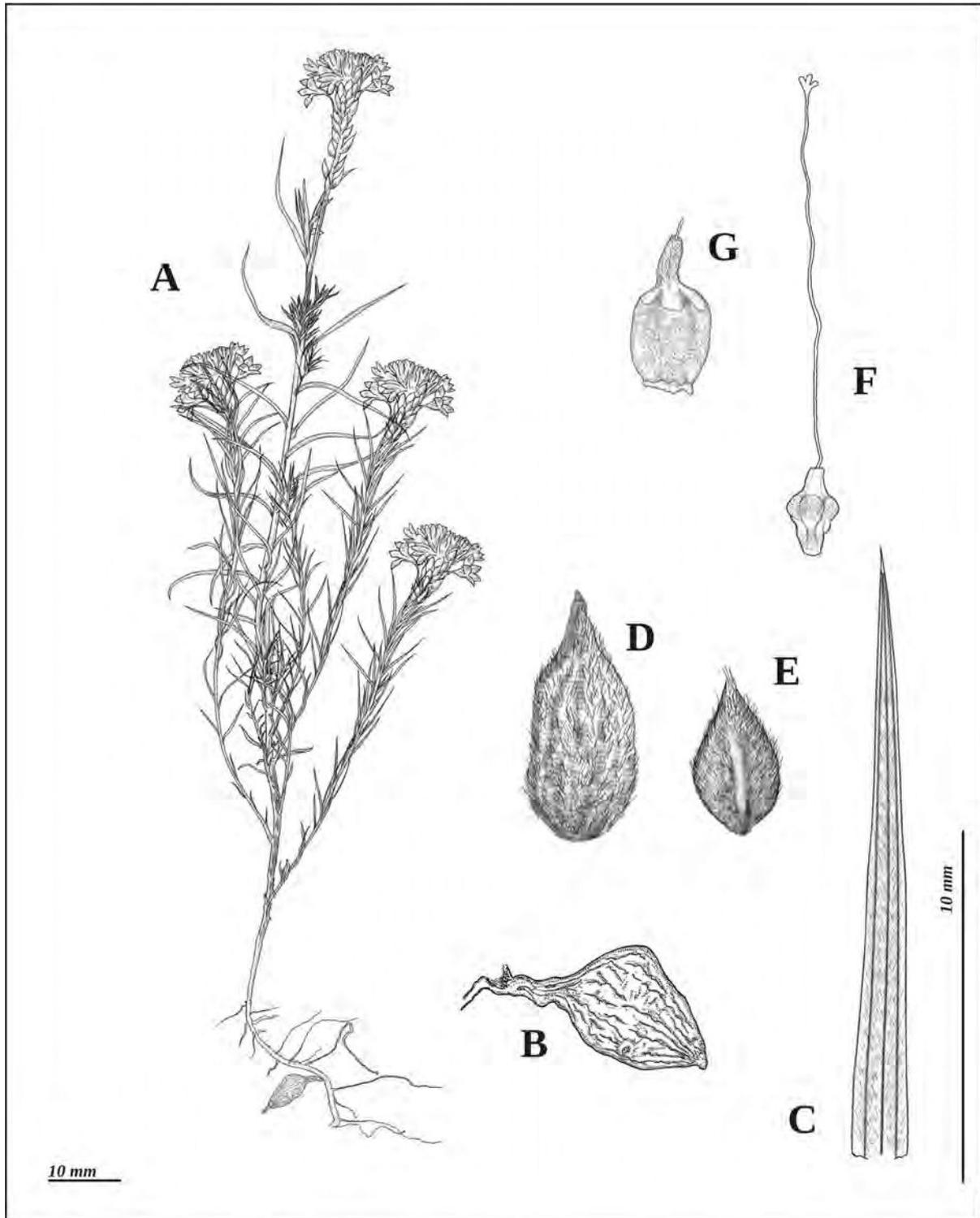


Figura 6.39 *Arjona longifolia* Phil. A) porte de la planta, B) tubérculo; C) hoja; D) bráctea; E) bracteola; F) detalle del gineceo (ovario, estilo, estigma); G) fruto.

obtusos; estambres con filamentos de hasta 0,6 mm, anteras de 1,5-2,5 mm de largo; ovario ovoide, más o menos globoso, de 1,3-2 mm de largo x 1-1,5 mm de ancho, estilo de 8,5-14,5

mm de largo, heterostílico, superando en ocasiones la altura de las anteras pero no excediendo la garganta del tubo de la corola en las formas longistilas, estigma 3-lobado, lóbulos de 0,2-0,4 mm de largo. Fruto de hasta 3,5 mm de largo x 1,5 mm de ancho, el exocarpo con costas más o menos marcadas, coronado por los restos del disco y una protuberancia distal de hasta 1 mm conformada por la base del estilo y la corola persistente.

Fenología

Florece entre los meses de octubre a diciembre. No obstante, he encontrado ejemplares que han sido colectados en la provincia de Catamarca y presentan flores incluso en el mes de marzo (figura 6.40), aunque no he corroborado la presencia de flores en plantas que han sido coleccionadas en enero y febrero. En las etiquetas de algunos materiales se hace referencia al color rosa de las flores.

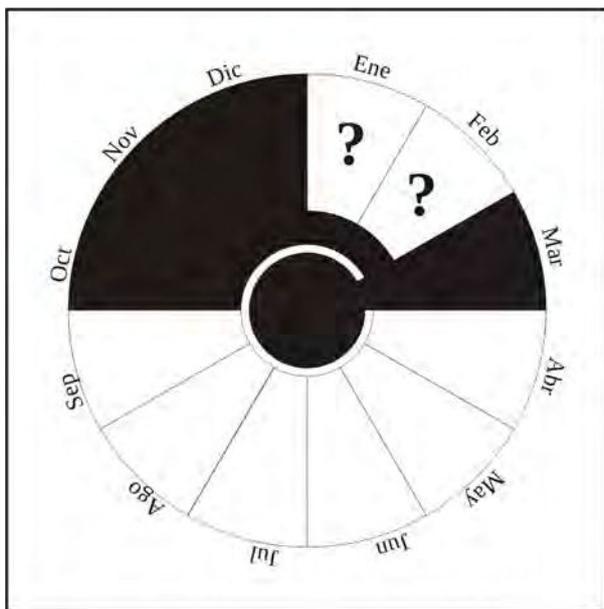


Figura 6.40 Rango de floración de *A. longifolia*

Distribución Geográfica

En Argentina, se concentra en las provincias de La Rioja, San Juan y Mendoza, aunque se extiende hasta Catamarca, llegando al límite oeste con Tucumán. En Chile existen registros escasos y aislados para la V Región (figura 6.41). Tiene una distribución disyunta constituida por las poblaciones de la cordillera de los Andes y aquellas que se encuentran en el sur de

Brasil y en Uruguay, aunque esta última localidad no ha sido corroborada y sólo existe una cita en un ejemplar herborizado. Al respecto, el Dr. Mauricio Bonifacino, Profesor Asistente del Laboratorio de Sistemática de Plantas Vasculares de la Universidad de la República, me ha confirmado que no existen materiales en esa institución ni registros de la especie para el país.

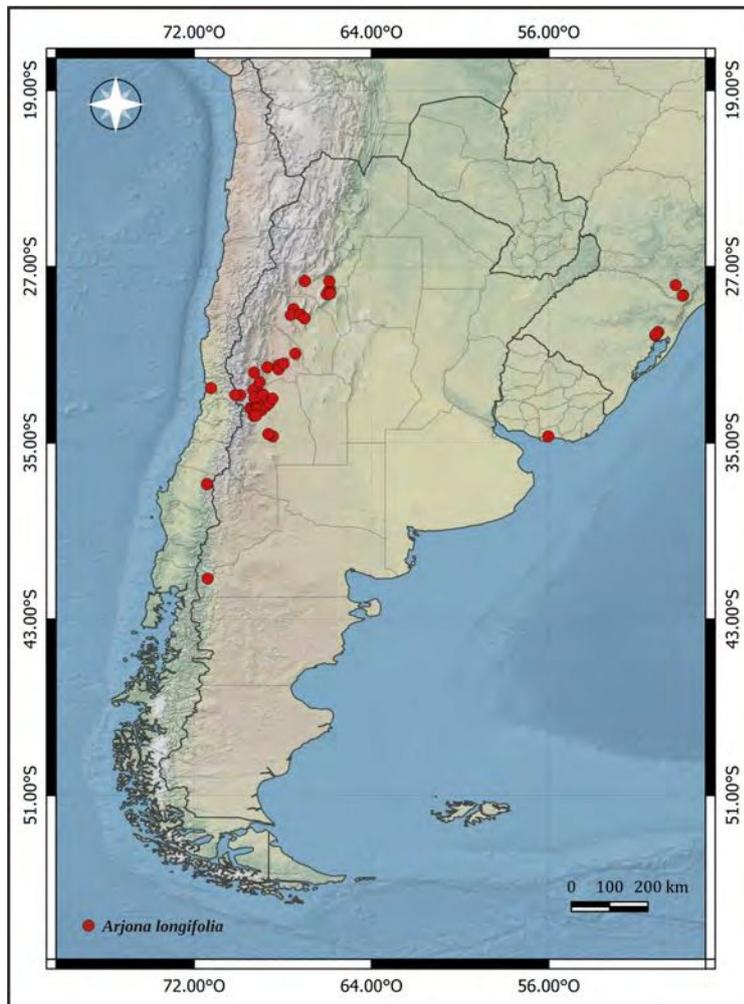


Figura 6.41 Mapa de distribución de *Arjona longifolia*. La localidad de Uruguay es un registro dudoso.

Observaciones nomenclaturales

Si bien no existen dudas sobre el material designado por Philippi como tipo de *A. longifolia*, (figura 6.42) éste resulta atípico por cuanto constituye un fragmento de la planta donde no es posible observar el patrón de ramificación, lo que ha provocado que otros autores hayan descrito como especies diferentes a especímenes morfológicamente similares pero ramosos desde la base.

Miers (1878) [1880] describe a *A. linearis* y la distingue de *A. longifolia*, sosteniendo que la primera tiene hojas más estrechas, inflorescencias más laxas y flores con pedicelos cortos y pilosos. El autor describe a la bráctea que rodea la flor como una “lígula”, a las bracteolas como un “cáliz” formado por 2 sépalos y al fruto coronado por 5 glándulas “elevadas” y los restos del estilo.

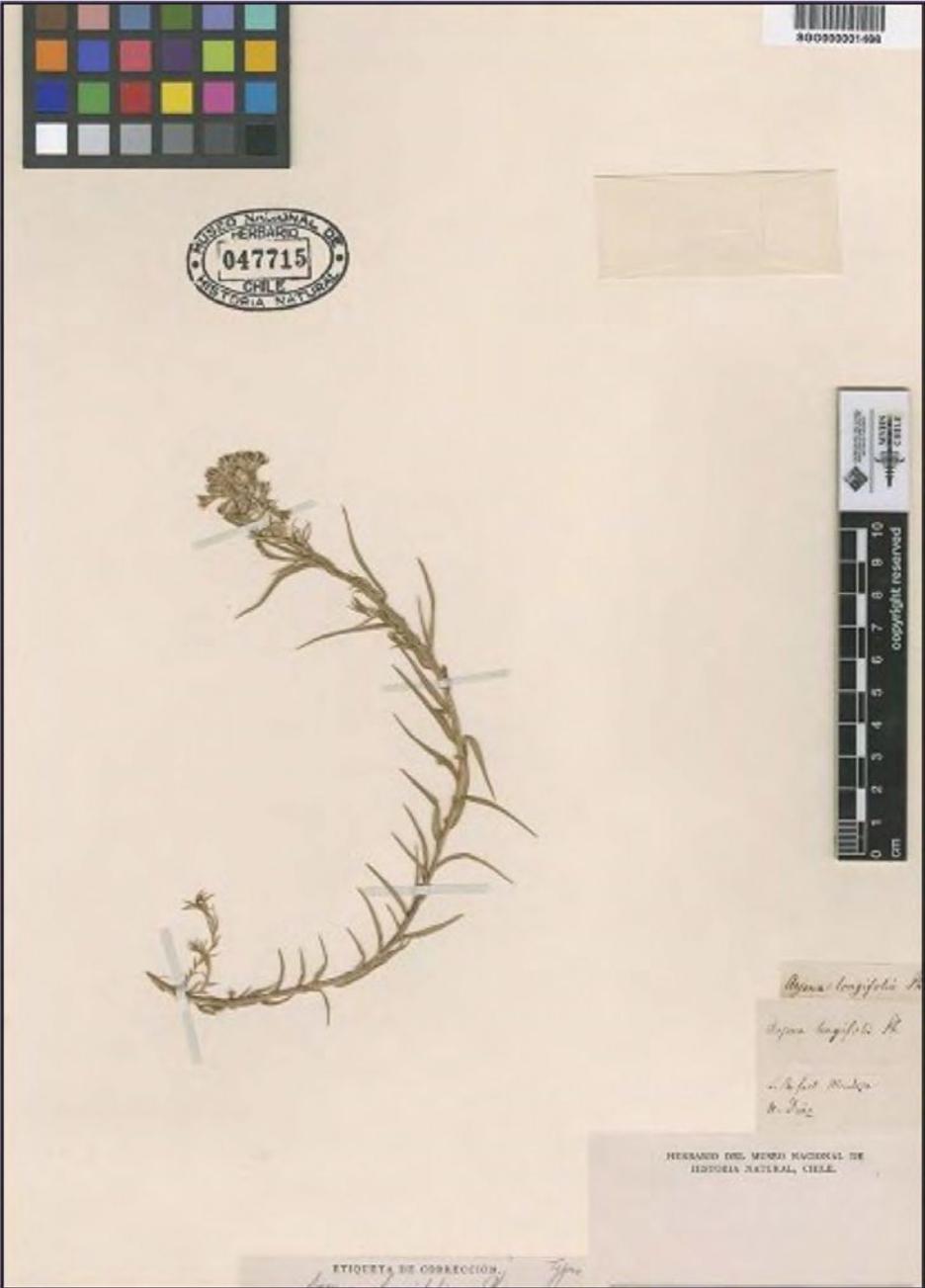


Figura 6.42 Holototipo de *Arjona longifolia* Phil.

A pesar de las diferencias que enuncia Miers, lo más destacable que se desprende de la lectura de las descripciones originales de ambas especies es el patrón de venación que según su autor en *A. linearis* es trinervio, en tanto en *A. longifolia* puede tener entre 3-5 nervios, aunque los más cercanos al margen son inconspicuos o sólo evidentes en la base de la hoja. Teniendo en cuenta que este carácter no es definitorio, y que no hay otros caracteres que permitan distinguir ambas taxa, coincido en incluir a *A. linearis* bajo la sinonimia de *A. longifolia*.

Malme (1928) describe para la localidad de Porto Alegre en Río Grande do Sul, Brasil a *Arjona megapotamica*. Las diferencias entre *A. longifolia* y *A. megapotamica* no son relevantes por lo que *A. megapotamica* constituye un sinónimo de *A. longifolia*. Existen dos materiales tipo, uno de ellos en S y el otro en B. Teniendo en cuenta que Malme depositó la mayoría de sus colecciones en S, y que el ejemplar se encuentra bien conservado, en esta tesis se designa al depositado en S (S, S-403!) como lectotipo de *A. megapotamica* (figura 6.43A)

Por otra parte, Pilger (1930) describe a *A. schumanniana* para localidades de Uruguay y del sur de Brasil. En el protólogo el autor menciona como material tipo a un ejemplar colectado por Sellow (Sellow 3913, B!). Teniendo en cuenta que en B existen varios ejemplares con el mismo número de colector montados en diferentes cartulinas, en esta tesis se designa como lectotipo al material B 100248138! (figura 6.43B) por ser el que mejor representa la descripción original. En estos ejemplares, además, existe una etiqueta que está firmada por Karl Schumann en la que figura el nombre de *A. brasiliensis*. Considerando que Pilger en el protólogo de *A. schumanniana* aclara que la especie se la dedica a Schumann (curador del herbario) por haber sido quien la nombró en primer lugar aunque no la hubiera publicado, el propio Pilger termina creando un *nomen nudum* que por otra parte es citado en revisiones posteriores.

Existe, además, un material rotulado como *A. schumanniana* que es morfológicamente similar a los anteriores (B100248141!) con una etiqueta en la que se lee haber sido colectado por Sellow, pero en el que no se observa el número 3913 que lo define como ejemplar tipo. Si bien tiene un sello del herbario que lo designa como tal, considero pertinente excluirlo de los materiales tipos por no poder acreditar su identidad.



Figura 6.43 A) lectotipo de *Arjona megapotamica* Malme. Aquí designado; B) lectotipo de *A. schumanniana* Pilger. Aquí designado. Nótese la similitud de ambas con *A. longifolia*

En el protólogo, además, se cita otro ejemplar con el número de Sellow 3176 depositado en el herbario Field Museum (F 14346!) que constituye una colecta de Humboldt aparentemente de Montevideo pero que carece de especificidades respecto de la localidad. Siendo que morfológicamente coincide con la especie y que ha sido citada en el protólogo pero sin que se aclare ser un material tipo, éste constituye un paratipo. No es seguro tampoco que el ejemplar, tal como se mencionó anteriormente, haya sido coleccionado en Uruguay ya no existen ejemplares de herbario ni referencias de la existencia de ninguna de las especies del género para ese país.

Observaciones morfológicas

Se han descrito varias especies que hoy integran la sinonimia de *A. longifolia* y que expresan parte de la variabilidad encontrada. De la revisión de los materiales es posible distinguir ejemplares poco ramificados que terminan en una única inflorescencia en el ápice del vástago

y que coinciden con el material designado como holotipo de *A. longifolia*. Otros ejemplares, que son consistentes con los materiales tipo de *A. schumanniana* y *A. megapotamica*, están profusamente ramificados desde la base y sus ramas laterales rematan en inflorescencias terminales. No obstante, la mayoría de los casos que coinciden con el tipo de *A. longifolia* resultan fragmentos por lo que es imposible establecer el patrón de ramificación. A mi juicio no existen diferencias ni entre *A. megapotamica* y *A. schumanniana*, tal como se observa en la figura 6.43, ni entre éstas con *A. longifolia* por lo que considero que deben ser consideradas bajo la sinonimia de esta última.

Finalmente es interesante destacar que Skottsberg (1917) define a la sección *Xylarjona* incluyendo bajo esa denominación a *A. longifolia*, a *A. linearis* y a *A. brasiliensis*, en atención a la presencia de xylopodio. *A. megapotamica* y *A. schumanniana* no son mencionadas en esa publicación por haber sido descritas posteriormente, pero considerando que *A. schumanniana* se basa en el ejemplar rotulado como *A. brasiliensis* y que esos ejemplares no difieren morfológicamente de *A. longifolia*, ambas deberían ser consideradas también en esa sección, aun cuando en esta tesis no se mantiene, tal como se discutirá en capítulos posteriores, las secciones propuestas para el género.

Materiales revisados

ARGENTINA, CATAMARCA: Ambato, cerro El Crestón (28°02'18"S, 65°53'28"W) mar/1909. L. Castellón 834 (LP 44991); Ambato, El Crestón (27°39'28"S, 65°54'03"W) mar/1909. Castellón 9434. (LIL 8223); Sierra de Ambato (falda este) subiendo desde el Rodeo hacia Los Cajones (28°11'06"S, 65°52'50"W) 1650 msnm. dic/1971. Hunziker 21613 (CORD); Quebrada de las Granadillas (32°30'36"S, 71°14'22"W) nov/1873. F. Schickendantz 253 (CORD); Valle del Rodeo (28°12'42"S, 65°52'00"W) dic/1908. Stuckert 19269 pp. (CORD; LIL 9433); Valle del Rodeo (28°12'41"S, 65°51'59"W) jul/1909. Castellón 9722 (LP 44992); Ambato, subiendo hacia el Manchado desde el Rodeo, Falda del Morro, 2593 msnm. (28°11'37"S 65°56'35"W) dic/2016. Cantero y Chiarini 7250 (CORD); Sierra de Ambato (falda este), subiendo desde el Rodeo hacia el cerro Manchado (28°14'51"S, 66° 1'20.86"W) 2600-2700 msnm. feb/1967. Hunziker 19086 (CORD); El Rodeo (28°12'56"S, 65°51'56"W) ene/1911. Castellón 2013 (LIL 8231); Yacutula, cerca de Belén (27°38'56"S, 67° 0'12"W) /1870/80. F. Schickendantz 140 (CORD); Granadillas (27°38'58"S, 67°00'11"W) F. Schickendantz 291 (CORD). **LA RIOJA:** El Famatina, Quebrada de Cosmes (28°55'20"S, 67°30'37"W) 2500 msnm. ene/1912. W. Bodenbender 16270 (CORD); Dpto. Famatina, Guanchín (29°11'22"S, 67°37'59"W), 1600 msnm. dic/1928. Venturi s/n (US 1549126); Sierra Velazco, Yacuchi (29°20'05"S, 67°01'01"W) 2100 msnm. feb/1908. Kurtz 15379 (CORD); Sierra de Velazco (29°10'01"S, 67°12'57"W) ene/1879. Hieronymus s/n (US 617532); Sierra de Velazco, Cuesta de la Puerta de Piedra (29°10'04"S, 67°13'04"W) ene/1879. Hieronymus y

Niederlein (P 5338204); Cuesta de la Puerta de Piedra (cuesta de Sigu), Sierra de Velasco (29°20'05"S, 67°01'00"W) nov/1879. Hieronymus y Niederlein 94 hoja A (CORD).

MENDOZA: Tupungato, Arroyo del Novillo Muerto (33°25'53"S, 69°27'57"W) 1700 msnm. dic/1935. Ruíz Leal 3644 (LP 44995); Dpto. Tupungato, Arroyo del Novillo Muerto (33°21'26"S, 69°10'52"W) 1700 msnm. dic/1935. Ruíz Leal 3644 (MERL); Dpto. Tupungato, Novillo Muerto (33°21'57"S, 69°11'07"W) 1800 msnm. sep/1953. s/leg. (MERL 40039); Tupungato, Camino a Estancia Silva (33°24'16"S, 69°20'20"W) 1500 msnm. dic/1949. M.R. Cáceres 16 (LIL 297688); Tupungato (33°21'11"S, 69°11'01"W) nov/1934. Ruíz Leal 2723 (LP 44996); Tupungato, en colinas pedregosas y áridas de los Cerrillos (33°16'17"S, 69°07'02"W) nov/1934. Ruíz Leal 2703 (LIL 213657); Tupungato, camino de San José de a Potrerillos (33°16'14"S, 69°12'26"W) 1680 msnm. nov/1975. F. A. Roig 8840, MERL 42037 (LP); Dpto. Luján de Cuyo, cerrilladas de Tupungato, puesto San Esteban (33°21'37S, 69°11'09"W) 1410 msnm. oct/1980. A.D. Dalmasso 37 (MERL 33700); Tunuyán, Cerro Bayo (32°57'18"S, 69°11'31"W) dic/1933. Ruíz Leal 1847 (LP 44998); Dpto. Tunuyán, Cerro Bayo, precordillera (32°54'52"S, 69°01'11"W) dic/1933. Ruíz Leal 1847 (MERL); Dpto. Tunuyán, Puesto del Manzano (33°30'51"S, 68°58'07"W) dic/1933. Ruíz Leal 1726 (MERL); Tunuyán, Quebrada del Arroyo Manzano (33°31'03"S, 68°57'42"W) 1650 msnm. dic/1963. F. A. Roig 4644, MERL 30295 (LP); Las Heras, Quebrada de la mina Atala (32°50'12"S, 68°53'13"W) oct/1937. Ruíz Leal 3331 (LP 44997); Luján de Cuyo, Quebrada de la Mina Atala (32°50'13"S, 68°53'15"W) oct/1937. Ruíz Leal 3331 (MERL 3331, LP); Las Heras, Mina la Atala (32°50'05"S, 68°53'01"W) nov/1936. Ruíz Leal 4218 (LP 3167); Dpto. Las Heras, entre puesto La Obligación y Agua Los Chilenos (32°49'38"S, 68°52'53"W) dic/1943. G. Covas 2475 (SI); Dpto. Las Heras, puesto La Obligación (32°54'47"S, 69°05'38"W) nov/1943. G. Covas 2159 (SI 216555); Las Heras, Villavicencio (32°50'42"S, 68°53'20"W) dic/1945. G. Covas s/n (SI 212565); Luján de Cuyo, La Crucesita (33°01'59"S, 68°58'59"W) dic/1936. J. Semper s/n, Ruíz Leal 4139 (LP 3166); Dpto. Las Heras, la Crucesita (33°01'59"S, 68°58'59"W) nov/1936. J. Semper s/n, Ruíz Leal 4139 (MERL); Las Heras, La Crucesita (33°01'59"S, 68°58'59"W) nov/1936. Semper 4139 (LIL 213652); Dpto. Las Heras, inmediaciones de la Crucecita (33°00'17"S, 69°02'01"W) nov/1918. A. Sanzín s/n, Ruíz Leal 1584 (MERL); San Rafael, Dique de los Reyunos (34°36'08"S, 68°38'30"W) 900 msnm. nov/72. H.A. Lagiglia 951 (LP); Puesto Lima, cerca de Mendoza (32°53'09"S, 68°53'20"W) oct/1896. W. Bodenbender 10022 (CORD); Dpto. Luján, Potrerillos, El Salto (32°57'20"S, 69°16'31"W) ene/1977. Baninsegua, Cobos y Wingenroth s/n (MERL 29407); Luján, Potrerillos, Cerro las Cabras (33°45'44"S, 69°18'50"W) 1760 msnm. Ambrosetti y Del Vitto s/n (MERL 29126); Tupungato, canal matriz (33°21'59"S, 69°11'00"W) dic/1934. Ruíz Leal 2786 (LP 3169); Tupungato, toma del canal matriz, río de Las Tunas (33°21'46"S, 69°10'56"W) dic/1934. Ruíz Leal 2786 (LIL 213658); Dpto. Tupungato, toma del canal matriz Río de las Tunas (33°21'46"S, 69°10'55"W) dic/1934. Ruíz Leal 2786 (MERL); Tunuyán, Los Árboles (33°18'19"S, 69°06'08"W) dic/1933. Ruíz Leal 1750 (LP 3171); Dpto. Las Heras, dique Papagallo (32°54'05"S, 68°56'22"W) dic/1943. Covas 2099 (SI 211423); Dpto. Las Heras, entre Villavicencio y Los Hornillos (32°50'20"S, 68°54'04"W) ene/1943. Covas 921 (SI 211259); Dpto. Las Heras, Paramillo de Uspallata (32°28'44"S, 69°09'36"W) 2800 msnm. feb/1964. Ruíz Leal 23281 (MERL); Dpto. Las Heras, entre puesto La Obligación y Agua Los Chilenos (32°49'13"S, 68°52'42"W) dic/1943. G. Covas 2475 (US 3004617); Sierra de Uspallata, cordón de los Alojamiento (32°35'39"S, 69°20'3"W) 2450-2550 msnm. dic/1984. F.A. Roig, L. A. del Vitto, L. A. Ciccarelli, S. S. Marqués 54999 (MERL); Sierra de Uspallata, nacientes del Río Riquiliponche (32°14'09"S, 69° 2'31"W)

2400-2430 msnm. dic/1984. F.A. Roig, L. A. del Vitto, L. A. Ciccarelli, S. S. Marqués 45200 (MERL); Potrerillos FCTA, D.O. (32°57'07"S, 69°12'19"W) 1300 msnm. /1926. King 24 (LP 890318); Dpto. Luján, Potrerillos (32°57'02."S, 69°12'20"W) ene/1948. E.M. García 352 (P 5338176); Maipú, Coquimbito (32°56'42"S, 68°53'51"W) nov/1934. Ruíz Leal 2628 (LP 3170); Dpto. Maipú, Coquimbito (32°56'43"S, 68°53'51"W) nov/1934. Ruiz Leal 2628 / 90272 (LIL 50474 hoja B); Luján, El Carrizal (33°18'58"S, 68°44'46"W) nov/1918. C.S. Reed s/n (LP 44994); Dpto. Luján, Cerro del Medio, Estancia el Salto (32°55'42"S, 69°16'13"W) 2200 msnm. dic/1938. Semper 5487 (MERL); Villavicencio (32°49'59"S, 68°52'07"W) ene/1943. Barlett 19421 (US 1907138); Dpto. Junín, Medrano (33°10'41"S, 68°36'34"W) oct/ 1945. Ruiz Leal 10394 (LIL 219566); Dpto. Junín, médanos al borde del canal de riego (33°10'40"S, 68°36'36"W) oct/1945. Ruíz Leal, 10394 (MERL); Puente del Inca (32°49'22"S, 69°55'29"W) mar/1901. Spegazzini 11251 (LP); San Rafael, Dique de Los Reyunos (34°35'38"S, 68°39'06"W) 900 msnm. nov/1972. H.A. Cagiglia 952 (LP); Dpto. San Carlos, Dique Valle del Uco (33°45'31"S, 69°12'41"W) 1080 msnm. oct/1965. Ruíz Leal 23809 (MERL); Dpto. San Martín, Chapanay (32°58'53"S, 68°27'55"W) nov/1942. Canette y Ruíz Leal 8151 (MERL); s/ localidad (E 399352); s/ localidad. Miers 574 (US 1421178); s/ localidad. Miers 573 (US 1421177). **RÍO NEGRO:** Cerro Otto (41°09'05"S, 71°23'04"W) 1000 msnm. dic/1940. J.J. Neumeyer 364 (LP 40992); **SAN JUAN:** Leoncito (31°47'53"S, 69°17'36"W) feb/1876. Echegaray s/n (CORD 88875); Dpto. Valle Fértil, en las laderas de los Cerros de las Sierras de Elizondo (30°56'42"S, 67°25'58"W) 1600 msnm. dic/87. Múlgura, Antuña y Ulibarri 807 ex SI (LP); Dpto. Caucete, pie de palo, a 500 m del balcón de la Virgen (31°28'08"S, 68°12'02"W) dic/2007. Barboza, Chiarini, Oberti y Bertone 1927 (CORD); Dpto. Caucete, Pie de Palo (31°39'08"S, 68°11'33"W) dic/2007. G.E. Barbosa, F. Chiarini, J. Oberti y G. Bertone, 1927 (NY 3240510); Sierra de Pie de Palo, subiendo por el camino al mogote Los Corralitos, en la Quebrada del Molle, La Aguada (31°23'26"S, 67°57'53"W) 2150 msnm. dic/1980. Hunziker, Subils y Münch 23859 (CORD); Dpto. Sarmiento, Quebrada de la Flecha y Quebarada del Río Los Sombreros (31°33'53"S, 68°42'00"W) nov/1982. R. Kiesling y A. Saenz 4179 (MERL 63953). **BRASIL, RIO GRANDE DO SUL:** Porto Alegre, Morro da Policia (30°04'52"S, 51°10'44"W) oct/1944. B. Rambo 27027 (LIL 149881); Morro da Policia (30°04'53"S, 51°10'36"W) oct/1945. S.J. Rambo 34170, Herbarium Anchieta (NY 439529); Río Grande (29°57'36"S, 51°03'34"W) 1833. C. Gaudichaud 524 (P 5338197); Porto Alegre (30°06'59"S, 51°11'04"W) oct/1933. B. Rambo 13844 (P 5155330); **SANTA CATARINA:** Sierra Geral (27°50'53"S, 48°39'32"W) ene/1891. A. Glazou 1862 (P 5338205); Lajes, Morro de Pinheiro Seco (27°50'04"S, 50°16'13"W) 950 msnm. [01.11.1963]. R.R. Klein 4493 (US 2841321); Cambojuva, Sao Joaquim (28°17'32"S, 49°56'15"W) 1200 msnm. ene/.1950. P.R. Reitz 3482 (US 2027866); Cural Falso, Bom Jardim, Sam Joaquim (28°18'39"S, 49°57'05") 1500 msnm. dic/1958. Reitz y Klein 7755 (US 2323577); **BRASILIA:** Morro da Policia (15°56'56"S, 47°42'03"W) oct/1944. Rambo s/n, Herbario Anchieta (US 2101771). **CHILE, V REGIÓN de VALPARAÍSO:** Laguna del Inca (32°49'06"S, 70°08'28"W) 2800 msnm. feb/1976. Nicora 4371 (SI 198501); **XVI REGIÓN del ÑUBLE:** Cordillera Chillau (36°52'07"S, 71°25'14"W) /1973-74. Herb. Musei Chiliensis s/n (LP 50830); Cordillera Chillau (36°52'00"S, 71°25'21"W) /1973-74. Herb. Musei Chiliensis s/n (LP 33102). **URUGUAY:** Montevideo, Humboldt 3176 (F0BN? 14346).

Análisis multivariado

El uso de métodos de análisis multivariado, que contribuyeron a conformar en la sistemática una tradición relacionada con el feneticismo (Sneath y Sokal, 1973), ha sido bastante discutido a partir del auge de la sistemática filogenética. No obstante, la similitud morfológica constituye, a pesar de las críticas en relación a la dificultad para establecer clasificaciones naturales, una forma de establecer criterios que permiten delimitar, de manera pragmática, las especies taxonómicas.

En este sentido el uso de métodos basados en matrices de similitud o de correlación entre caracteres constituye una poderosa herramienta para dilucidar la pertenencia de individuos al conjunto de aquellos que conforman las especies morfológicas, y es utilizado en esta tesis para aproximarnos a la comprensión del valor diagnóstico del conjunto de los caracteres establecidos como definitorios y a la visualización de los grupos taxonómicos que estos individuos conforman.

El propósito de evaluar estos agrupamientos radica en corroborar si las similitudes utilizadas para establecer los criterios de demarcación entre las especies pueden sostenerse sobre la base de algoritmos matemáticos y encontrar, -si existen- aquellos caracteres que, lejos de resultar consistentes en el establecimiento de esos límites, presentan una distribución aleatoria que los hace irrelevantes.

Materiales y Métodos

El análisis en torno a la distribución de caracteres en los individuos y el valor diagnóstico que revisten en el establecimiento de los límites de las especies en el género *Arjona* sobre la base de la similitud morfológica, se realizó en base a total de 85 unidades de trabajo (OTUs) que comprenden la variabilidad contenida en los taxa definidos en el capítulo de tratamiento taxonómico.

Los ejemplares analizados fueron rotulados con acrónimos correspondientes a las especies a las que han sido asignados e individualizados con números consecutivos a fin de identificarlos como forma de verificar los agrupamientos. Se analizaron un total de 40 caracteres (anexo 1) para los que se definieron diferentes estados que comprenden toda la variabilidad expresada en el fenotipo de los individuos.

Los caracteres cualitativos fueron tratados como discontinuos a partir del establecimiento de clases que se corresponden con los estados definidos con anterioridad. A los caracteres codificados con doble estado se les asignó valor cero (0) a la ausencia y uno (1) a la presencia de un estado en particular, mientras que a aquellos considerados como multiestados se les asignaron números consecutivos a cada uno de los estados (con excepción del cero), sin que esa numeración implique una secuencia ordenada.

Los caracteres continuos, por su parte, fueron considerados con un único decimal y en la mayoría de los casos representan el valor promedio obtenido para ese carácter en cada uno de los ejemplares. Los parámetros se tomaron de manera manual utilizando una regla milimétrica que permite mensurar décimas de milímetros.

El largo de la hoja (HL) se tomó midiendo la distancia comprendida desde su base hasta el ápice, mientras que para el ancho (HA) se utilizó como criterio la distancia comprendida entre los márgenes de la lámina en su porción más ancha (figura 7.1A). El mismo criterio (figura 7.1B) se utilizó para medir las brácteas (BL, BA) y bracteolas (bL). Por su parte, para los verticilos florales se siguieron diversos criterios (figura 7.1C). Para la longitud de la corola se consideró la distancia existente desde la base de la flor incluyendo el ovario hasta la escotadura de los lóbulos (FL), excluyéndolos debido a su forma hipocrateriforme, mientras que el ancho (FA) se tomó en la porción más ancha de la garganta de la corola; para el largo y ancho de los lóbulos (LL, LA) del perianto y el largo y ancho del ovario (OL, OA) se tomaron criterios similares a los utilizados para medir las hojas y brácteas, en tanto que el largo del estilo (EL) se tomó desde el ápice del ovario hasta la base de los estigmas, y para el largo estigmas (SL) se consideró la distancia de las ramas estigmáticas desde la base hasta su porción distal. De igual forma, el largo de las anteras (AL) se tomó utilizando la distancia existente entre la base y su ápice. Los estados considerados para cada carácter se listan en la

leyenda aclaratoria de la matriz de datos (anexo 1) que figura en el acápite de anexos al final de este documento.

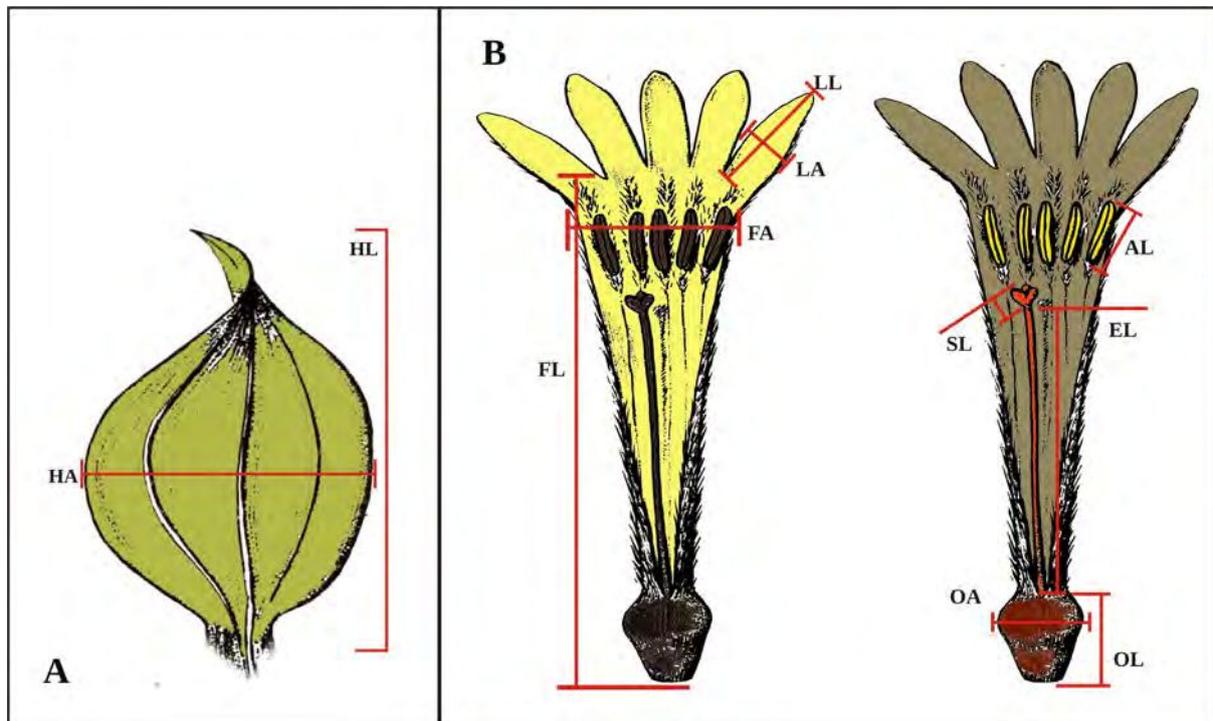


Figura 7.1 Esquema de las variables consideradas para hoja y flor en el análisis multivariado. HL (largo de la hoja), HA (ancho de la hoja), FL (largo de la flor), FA (ancho de la flor), LL (largo de los lóbulos), LA (ancho de los lóbulos), OL (largo del ovario), OA (ancho del ovario), EL (largo del estilo), SL (largo del estigma), AL (largo de las anteras).

A partir de la matriz de datos se realizó un fenograma utilizando el programa PAST versión 2.17c (Hammer *et al.*, 2001) empleando algoritmos de ligamiento promedio ya que en la construcción de los agrupamientos, el valor de similitud entre el taxa a incorporarse y el grupo o núcleo conformado es igual a una similitud promedio que es resultante de los valores de similitud existentes entre el candidato a incorporarse al grupo y cada uno de los integrantes del grupo núcleo, siempre que ésta represente una media aritmética no ponderada (Crisci y López Armengol, 1983; Palacio *et al.*, 2020).

En este sentido, el reconocimiento del valor de similitud al que se formarán los nuevos núcleos o grupos y al que se incorporarán las nuevas OTUs, o al que se fusionarán los núcleos o grupos existentes, se ve facilitado por la obtención de matrices derivadas a partir de la

matriz original pero en las que cada una de las matrices sucesivas que van obteniéndose consideran a los grupos conformados como unidades en relación a aquellas unidades a incorporar que aun no conforman ningún grupo. Este procedimiento se repite hasta que todas las unidades (OTUs) que forman parte del análisis se encuentren ligadas entre sí conformando un único agrupamiento: el fenograma.

Se utilizó el coeficiente de distancia de Gower (Gower, 1971) como parámetro para establecer relaciones de similitud considerando que permite evaluar de manera simultánea variables cuantitativas, cualitativas y dicotómicas. En el caso de que los caracteres sean binarios, el índice de similitud de Gower coincide con el coeficiente de asociación de Jaccard (Jaccard, 1900), para el caso de caracteres cualitativos, pero con más de dos estados, el índice resulta equivalente al coeficiente de coincidencias simple que es definido como la relación del número total de coincidencias respecto del número total de caracteres. Cuando los caracteres son cuantitativos, este índice representa la medida absoluta de las distancias.

La capacidad de combinar caracteres de diversa naturaleza, convierten a este índice en una herramienta robusta para calcular la similitud entre individuos (Londoño *et al.*, 2007). Además, al utilizar el coeficiente de similitud de Gower es posible trabajar con bases de datos en las que pueden faltar observaciones de algunas variables sin prescindir de todo el vector que representa a la unidad muestral, ni usar ningún método de imputación. Esta propiedad resulta sumamente útil en estudios taxonómicos ya que permite ponderar las variables de manera diferencial, mostrando una alta capacidad de discriminación en atención al papel que esas mismas variables desempeñan en el modo de ordenación de las unidades taxonómicas (OTUs).

En consonancia con la utilización de técnicas Q basadas en relaciones de similitud entre las unidades taxonómicas y, teniendo en cuenta la naturaleza mixta de la matriz de datos original (Giussani *et al.*, 2000; Henderson 2005, 2006; Cron *et al.*, 2007), se realizó un análisis de coordenadas principales que permitió obtener agrupamientos de las OTUs en el espacio condicionados por la contribución de las coordenadas y utilizando, de igual manera, el coeficiente de distancia de Gower (Gower, 1971).

Teniendo en cuenta que la dimensionalidad del espacio de las coordenadas principales depende del número de variables y del coeficiente de distancia utilizado, éstas pueden relacionarse *a posteriori* con los ejes de coordenadas utilizando correlaciones entre las variables originales y los ejes (Legendre y Legendre 1998) o los promedios ponderados. La representación gráfica constituye un modo de ordenamiento que puede ser interpretado bajo la premisa de que la mayor proximidad entre las unidades representa una mayor similitud entre éstas (Palacio *et al.*, 2020).

Para cada coordenada se obtuvo la contribución diferencial de cada uno de los ejes para la totalidad de las OTUs consideradas. Teniendo en cuenta que la mayor contribución a los agrupamientos se concentra en las dos primeras coordenadas se analizó el gráfico obtenido, comparándose los resultados con aquellos arrojados por el fenograma, teniendo en cuenta que ambos están basados en el mismo coeficiente de similitud.

Por otra parte y con la intención de conocer la contribución de cada una de las variables en la conformación de los agrupamientos, se realizó un Análisis de Componentes Principales (Jolliffe, 2005), que basado en la matriz original utilizada para los métodos anteriores, genera una matriz de correlación estandarizada que garantiza que todas las variables se encuentren expresadas en la misma unidad de medida (Crisci y López Armengol, 1983; Palacio *et al.*, 2020).

A partir de las interrelaciones emergentes de la matriz de correlación entre los caracteres es posible obtener, entonces, la contribución individual de cada carácter a un componente determinado. Esta contribución se expresa por el coeficiente de regresión del componente con respecto a ese carácter. De esta forma, y siendo que todos los caracteres contribuyen de manera diferencial a todos los componentes, es posible obtener para cada componente los *eigenvalue* resultantes de la sumatoria de las varianzas de todos los caracteres en cada uno de los componentes principales. De esta manera es posible reconocer cuáles de esas variables, que se expresan en el fenotipo de los individuos analizados, contribuyen de manera decisiva a la conformación de los grupos, ya que si bien los agrupamientos se basan en correlaciones entre caracteres, la representación de éstos se expresan en una relación espacial entre las OTUs.

Teniendo en cuenta que los componentes no están correlacionados, se interpretan de manera independiente unos de otros (Palacio *et al.*, 2020), aunque cada uno de ellos contiene una parte de la variabilidad total contenida en la matriz de datos original. En este sentido, el primer componente (PC1) es el que contiene la mayor variabilidad, mientras que de la variabilidad restante, el segundo componente (PC2) es el siguiente que más información aporta al análisis, siendo el tercer componente (PC3) el que acumula, de manera significativa, la variabilidad restante no contenida en los componentes anteriores.

Dado que la combinación de los tres primeros componentes contiene alrededor del 90% de la variación de las OTUs, se analiza la contribución de éstos en la formación de los grupos (Smith 2009), representándose -en esta tesis- como objeto de la discusión, la relación que se entabla entre los componentes 1 y 2 debido a que en estos agrupamientos la contribución del tercero no altera el agrupamiento espacial que es configurado por la relación entre los puntos que representan a cada uno de los individuos que formaron parte del estudio. Los gráficos obtenidos se acompañan de tablas en las que se consignan tanto los *eigenvalue* (anexo 2) como los porcentajes de traza y la contribución de la varianza a cada uno de los componentes.

Resultados y Discusión

Fenograma

Los resultados del fenograma (figura 7.2) permiten confirmar y sostener las decisiones tomadas en relación al tratamiento taxonómico del género. La premisa de que los agrupamientos de individuos están basados en el grado de semejanza existente entre ellos sobre la base de caracteres compartidos, permite corroborar las especies delimitadas y la combinación de caracteres que operan como límites entre éstas.

Algunos individuos, no obstante, aparecen ligados a grupos que no se corresponden con las especies a los que han sido asignados y este ligamiento puede deberse a la similitud morfológica que comparte respecto de algún rasgo en particular.

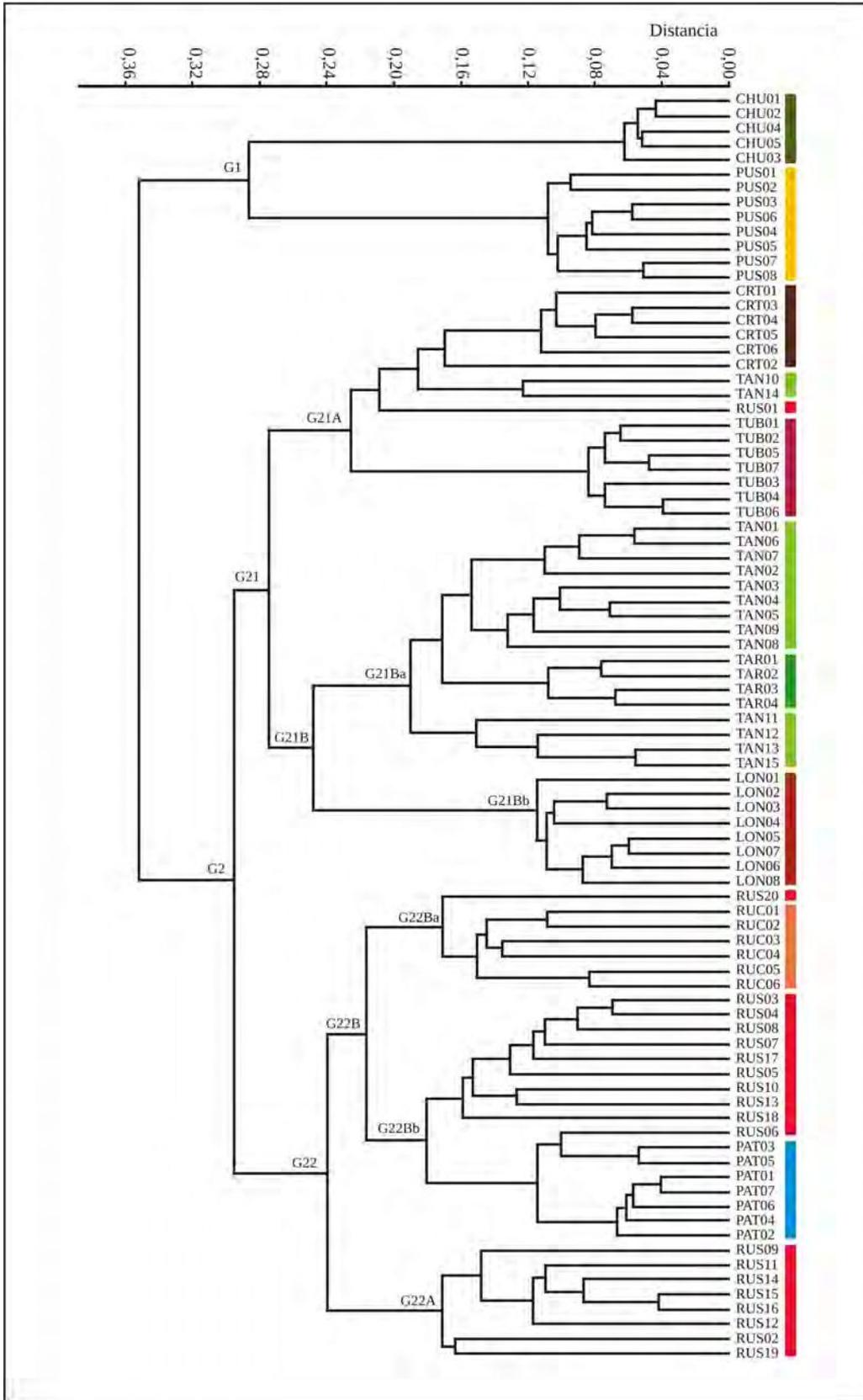


Figura 7.2 Fenograma del género *Arjona* obtenido a partir del método de ligamiento promedio. Los colores indican las especies (ver acrónimos en el anexo 1).

En la topología del árbol, se observan dos grandes grupos. Uno de los grupos (G1) que se constituye a un coeficiente de similitud de 0,29 lo integran los individuos determinados como *A. chubutensis* (CHU) y *A. pusilla* (PUS), en tanto que en el otro de los grupos (G2), con un coeficiente de similitud cercano a 0,30 es posible reconocer dos grandes agrupamientos que aglutinan al resto de las especies del género. Por una parte, en uno de ellos (G21) con un nivel de similitud de 0,27 se observan otros dos subgrupos: uno de los subgrupos (G21A) comprende a las especies *A. criptica* (CRT) y *A. tuberosa* (TUB), mientras que en el otro de los subgrupos (G21B) se reconocen otros dos conjuntos, uno de ellos (G21Ba) conformado por los especímenes asignados a las dos variedades de *A. tandilensis* (TAN-TAR) y el otro subgrupo (G21Bb) integrado por los individuos de *A. longifolia* (LON). Bajo el otro de los agrupamientos (G22) se reúnen, con un nivel de similitud cercano a 0,24 los especímenes que se corresponden con las dos variedades de *A. ruscifolia* (RUS-RUC) y aquellos que han sido asignados a *A. patagonica* (PAT).

El grupo G1, conformado por individuos de *A. chubutensis* y de *A. pusilla* se separan del resto de las especies por una distancia fenotípica cercana a 0,29. Dentro de este grupo, no obstante, los niveles de similitud, inversamente proporcionales a la distancia fenotípica, son más altos entre aquellos individuos que integran *A. chubutensis*. Esto podría interpretarse a partir de la escasa variabilidad fenotípica existente entre ellos, lo que permite diferenciar claramente a la especie.

En *Arjona pusilla*, en cambio, si bien conforma un grupo bastante homogéneo, la segregación de los individuos permite diferenciar a aquellos que han sido rotulados -en las cartulinas de herbario- como *A. ameghinoi* (PUS07 | PUS08) por conformar un agrupamiento distinguible que permite reconocerlo como el subgrupo más disímil dentro de la especie con un coeficiente de distancia similar a 0,05. A pesar de que estos individuos tienen un porte más alto y son algo más robustos que el resto de los asignados a *A. pusilla*, no existen razones, tal como se analizó en el tratamiento taxonómico, para considerarlos como una especie diferente de *A. pusilla*.

Dentro del subgrupo G21A uno de los agrupamientos se corresponde con los individuos considerados en esta tesis bajo la nueva especie *A. criptica*. Este subgrupo, aun cuando es bastante homogéneo, incluye a dos individuos que han sido determinados como *A. tandilensis*

(TAN10 | TAN14) y un ejemplar asignado a *A. ruscifolia* (RUS01). Los ejemplares que fueron determinados como *A. tandilensis* provienen de la localidad de Tupungato en la provincia de Mendoza y llamativamente no son plantas aracnoideas como el resto de los miembros de esa especie y, tal como ocurre en *A. criptica* (y en algunos ejemplares de *A. tandilensis*), presentan ramas floríferas, un carácter que comparten con el ejemplar de *A. ruscifolia*.

Esta similitud no implica que puedan estar históricamente relacionados, sino tan sólo que presentan manifestaciones fenotípicas similares para los estados de algunos caracteres. No obstante, y a pesar de estar incluidos en un mismo subgrupo, quedan por fuera del agrupamiento que condensa a los individuos que integran *A. criptica*, lo que refuerza la idea de que a pesar de asemejarse en algunos caracteres, como el porte y el aspecto no aracnoideo, existe una combinación particular de otros rasgos que permiten delimitar indubitablemente a *A. criptica* en base a su morfología.

En ese subgrupo (G21A), además de *A. criptica*, se reconocen los individuos de *A. tuberosa* formando un agrupamiento claramente distinguible a un coeficiente de distancia de 0,09 lo que da cuenta de las diferencias fenotípicas existentes entre ambas especies. El aspecto algo más robusto de la planta con porte fruticoso y ramas laterales floríferas de *A. criptica*, en contraste con la forma de candelabro de *A. tuberosa*, cuyas flores se presentan únicamente en el ápice del vástago central, permite distinguir ambas especies. A pesar de que los individuos de *A. criptica* fueron tradicionalmente confundidos en las colecciones de herbario y determinados erróneamente como *A. tuberosa*, ambas especies son claramente distinguibles y la pertenencia de estos ejemplares a subgrupos diferentes confirman esta decisión taxonómica.

Arjona criptica y *A. tuberosa* forman parte de un grupo mayor (G21) en el que también se incluye un subgrupo integrado por *A. tandilensis* y por *A. longifolia*. Bajo ese subgrupo (G21B), los ejemplares identificados como *A. longifolia* son bastante semejantes entre sí, lo que puede advertirse por el índice de similitud (0,12) que los agrupa.

El ejemplar que presenta la mayor distancia fenotípica en relación al resto de los estudiados dentro de *A. longifolia* (LON01) carece de ramas laterales floríferas, cuando en la mayoría de los especímenes de esta especie las ramas laterales terminan en inflorescencias. Si bien en la

descripción original de *A. longifolia* no se hace referencia alguna a la existencia de vástagos ramificados, esto probablemente se deba al hecho de que el material tipo constituye tan sólo el fragmento de una planta que carece de rizoma y por lo tanto resulta difícil establecer su porte y el patrón de ramificación.

Dawson (1944), en este sentido, describe a *A. longifolia* como una planta “con un tallo principal florecido aunque a veces ramificado en su base”. Si bien la condición de ser ramosa y presentar flores en el ápice de las ramas laterales es reconocido explícitamente en los protólogos de *A. schumanniana* y de *A. linearis*, y paradójicamente este carácter es obviado en el de *A. longifolia*, no considero que el criterio revista valor en la diagnosis. Esta razón, y la inexistencia de otros caracteres definitorios, me lleva a considerar a todos los ejemplares revisados como una misma especie, quedando entonces *A. schumanniana*, *A. megapotamica* y *A. linearis*, tal como me referí en la revisión taxonómica, y atento al principio de prioridad, bajo la sinonimia de *A. longifolia*.

El otro subgrupo (G21Ba), que se corresponde con los ejemplares de *A. tandilensis*, puede distinguirse de los que integran *A. longifolia* por presentar una apariencia más o menos aracnoidea que resulta más marcada en los ejemplares con aspecto de candelabro laxo. No todos los ejemplares estudiados de *A. tandilensis* tienen ramas laterales floríferas, lo cual forma parte de la variabilidad existe en la especie.

Resulta llamativo cómo el grupo que conforma a *A. tandilensis* var. *tandilensis* queda dividido por un grupo de ejemplares diferenciados bajo el acrónimo TAR que si bien comparten gran parte de los caracteres que caracterizan a *A. tandilensis*, se distinguen por presentar un fenotipo particular con hojas marcadamente recurvas y rígidas. Este morfo parecería corresponderse con una variación local restringida a la provincia de Neuquén y a los que le he adjudicado, en esta tesis, rango taxonómico de variedad: *A. tandilensis* var. *recurvata*.

El último de los grandes grupos (G22) que es posible reconocer en el fenograma, comprende varios subgrupos. Uno de los subgrupos (G22A) está constituido por ejemplares robustos, aunque no superan los 20 cm de altura, con las hojas pardo oscuras (en material herborizado), ovadas u anchamente ovadas -casi cordiformes- en algunos ejemplares y generalmente

yuxtapuestas, con cinco a siete venas prominentes y algo discoloras en la cara adaxial de la hoja. En su mayoría, estos ejemplares distribuyen en la provincia de Mendoza (Malargüe y El Sosneado) y en San Juan (Calingasta), aunque también quedan contenidos en ese subgrupo, con un menor nivel de similitud, otros dos ejemplares que provienen de la provincia de Chubut (RUS02), Argentina, y de la Región de Colchagua en Chile (RUS19) respectivamente que dan cuenta de la variabilidad existente en la especie.

En el otro subgrupo (G22B) pueden diferenciarse otros dos agrupamientos. En uno de ellos (G22Bb) se distingue un conjunto de ejemplares de *A. ruscifolia* que resultan más o menos cercanos, en términos de similitud, a los de *A. patagonica*. El aspecto de candelabro laxo, más parecido a *A. patagonica*, permite diferenciarlos de aquellos ejemplares con hojas ovado-lanceoladas, más o menos yuxtapuestas y a menudo amplexicaules en la base, que se corresponden con la mayoría de los ejemplares de *A. ruscifolia*.

Si bien uno de los rasgos definatorios de *A. ruscifolia* es el porte fruticuloso, con vástagos ramificados desde su base, ramas laterales que rara vez suelen ser floríferas y hojas que se presentan de imbricadas a yuxtapuestas, existe cierta variabilidad en la combinación de esos caracteres. Algunos de estos rasgos son compartidos con *A. patagonica*, explicando así la conformación de este grupo en el fenograma sobre la base de la similitud morfológica.

En algunas regiones del país, especialmente en localidades del sur de la patagonia donde se superpone la distribución de ambas especies, se observa una suerte de mosaico para algunos caracteres. Si bien esto permitiría entender las razones por las que *A. ruscifolia* ha sido considerada bajo la sinonimia de *A. patagonica*, esta variabilidad -no obstante- no deberían constituir una objeción a la definición de ambas especies que, por otra parte, son distinguibles en la topología del fenograma.

A su vez, la combinación particular de algunos rasgos morfológicos en ejemplares colectados en localidades como El Sosneado y Calingasta -por ejemplo- podría asociarse tanto a la predominancia de ciertos alelos como resultado de un flujo génico condicionado por cierto aislamiento geográfico, como por la influencia de las condiciones ambientales que allí imperan.

Así como en Calingasta se encuentran los ejemplares de *A. ruscifolia* más robustos dentro de la especie, en el sur del continente (por ejemplo en Santa Cruz y en la isla de Tierra del Fuego, tanto en territorio argentino como chileno) y en algunas localidades cordilleranas que superan los 3000 msnm., se localizan, en cambio, individuos con un aspecto más achaparrado que en localidades de la provincia de Mendoza como Malargüe, Portezuelo del Choique y la Valenciana presentan hojas tan imbricadas que le otorgan a las ramas un aspecto muy comprimido.

De la misma manera, no lejos de ahí, en El Vatro (Mendoza), se han encontrado otros ejemplares que superan ampliamente, el tamaño de la especie, triplicando o cuadruplicando la altura promedio de las plantas. Además de ser llamativamente más robustos, tienen hojas más grandes y rígidas que superan los 25 mm de largo, cuando en el promedio de los ejemplares de la especie éstas no alcanzan los 10 mm de longitud.

La variabilidad que presentan algunas de las especies ampliamente distribuidas como *A. ruscifolia* y el fenómeno, a pesar de esa plasticidad fenotípica, de que en algunas localidades sea posible encontrar morfos localmente más definidos, alienta la discusión en torno a la congruencia entre la especie taxonómica y la biológica, por la relevancia que tiene el flujo génico (Slatkin, 1994) tanto en la variabilidad que pueda encontrarse en los individuos que son asignados a una u otra especie como en la conjunción de variaciones fenotípicas que puedan resultar de un proceso de especiación en los que la especie taxonómica resulta congruente con la biológica (Reig, 1982).

Algunas de estas variaciones podrían corresponderse con procesos locales que puedan estar relacionados con eventos de especiación. En este sentido, resulta particularmente relevante el conjunto de individuos que conforma el subgrupo G22Ba y que aun con rasgos que lo ubican bajo *A. ruscifolia* como el porte fruticuloso, tienen hojas ovado-lanceoladas, crasas y nunca amplexicaules. Este fenómeno responde a lo que he denominado como *A. ruscifolia* var. *crassifolia* (RUC) y se encuentra geográficamente restringido a las provincias de Mendoza y de San Juan en las cercanías de la ruta 007.

De igual modo, otro de los hallazgos que emergen de la revisión taxonómica y que se evidencia en el fenograma, son las poblaciones localizadas en las cercanías a la Cordillera del Viento en la provincia de Neuquén. Estos ejemplares (TAR), que son marcadamente xerófitos y tienen hojas amarillentas, rígidas, recurvadas y con deposiciones blanquecinas en la epidermis, si bien responden en general a los rasgos que definen a *A. tandilensis*, son morfológicamente distinguibles de ésta y por lo tanto quedarían bajo la nueva variedad que se establece en esta tesis: *A. tandilensis* var. *recurvata*.

Análisis de Coordenadas Principales

El Análisis de Coordenadas Principales (figura 7.3), que también se sustenta en las relaciones de similitud entre los taxa, muestra agrupamientos de los individuos similares a los resultados del fenograma (figura 7.2). Las nubes de puntos permiten reconocer la proximidad morfológica entre los individuos y, por lo tanto, los límites relativos que distinguen a las especies.

En la figura puede distinguirse a *A. pusilla*, una especie inconfundible por su porte, por las ramas aparasoladas, en ocasiones floríferas, y las inflorescencias paucifloras con 2-3 flores sentadas salvo la distal que presenta un breve pedicelo. La particularidad de presentar espigas racemiformes breves constituye un carácter relevante que distingue a la especie ya que en el resto de las que integran el género, las espigas tienen un aspecto corimbiforme.

Otra nube de puntos, que ocupa los cuadrantes centrales, está representada por individuos determinados como *A. chubutensis*, *A. longifolia*, *A. tandilensis* var. *tandilensis* y *A. tandilensis* var. *recurvata*. Tal como ocurre en el fenograma, es posible diferenciar a *A. longifolia* de los individuos de *A. tandilensis*. En relación a esta última los ejemplares asignados a *A. tandilensis* var. *recurvata* aparecen mezclados con los de la variedad homónima, lo que se debe, probablemente, a que los caracteres que permiten diferenciar a ambas variedades no resultan claves en el modo en que se discrimina la ubicación espacial de los puntos entre las coordenadas 1 y 2.

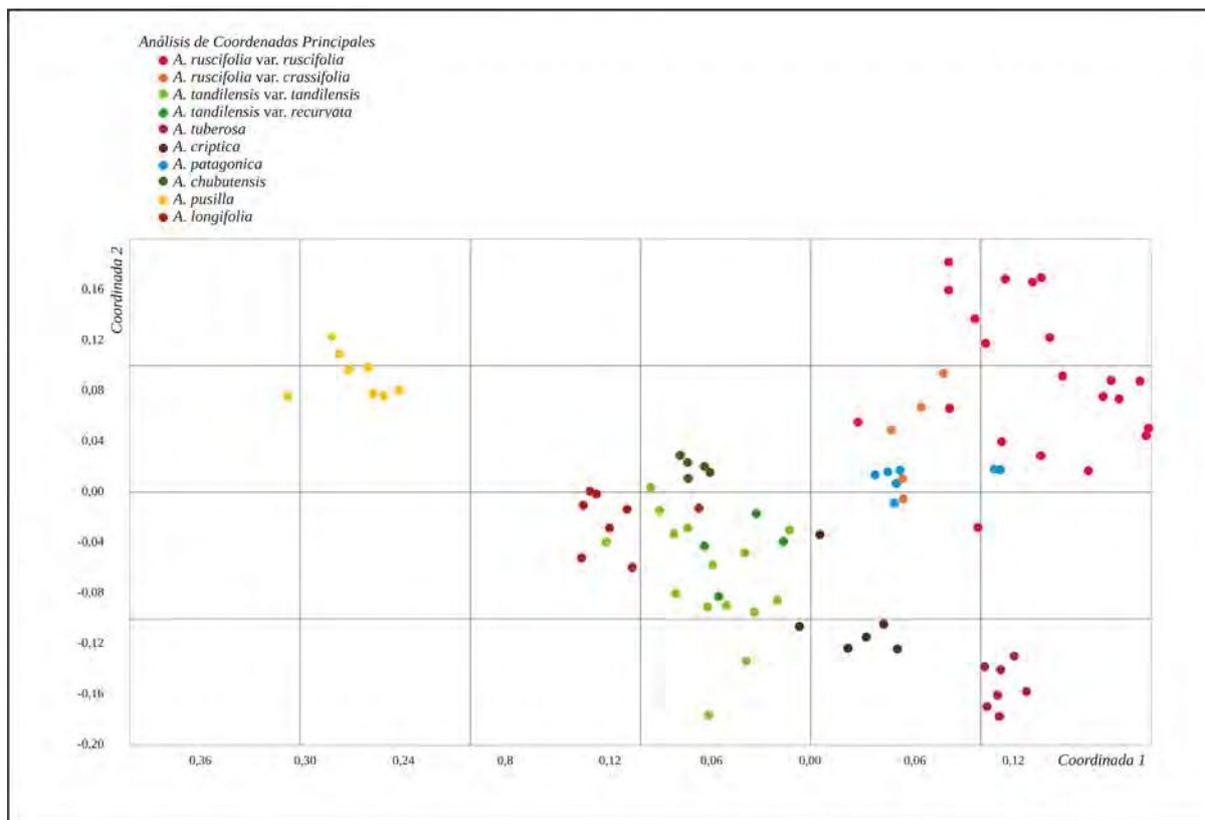


Figura 7.3 Análisis de Coordenadas Principales (coordenadas 1 vs. 2)

También en esa nube de puntos pueden distinguirse los individuos de *A. chubutensis* que, a diferencia de lo que muestra el fenograma (figura 7.2), resultan más cercanos a los ejemplares de *A. tandilensis* que a los de *A. pusilla*. La forma linear-oblonga de sus hojas, el indumento más o menos glabrescente y el ápice brevemente mucronulado e inerme de las hojas que, a su vez, son incurvadas, resultan útiles en la diagnosis de esta especie. No obstante, las causas que explican el comportamiento de los puntos se deben más que a razones morfológicas a constricciones metodológicas relacionadas con las premisas que sostienen al feneticismo. A pesar de ello, no hay superposición con el registro espacial de otras especies y su cercanía pone en evidencia el alto grado de similitud existente entre ellos.

Por otra parte, en los dos cuadrantes inferiores a la derecha (figura 7.3) se observan dos nubes de puntos que se corresponden con *A. tuberosa* y *A. criptica*. Si bien aparecen cercanas, teniendo en cuenta que comparten caracteres como las hojas lanceoladas con tres venas

visibles y prominentes en la cara abaxial y a menudo pubescentes, ambas especies son claramente distinguibles. Los resultados avalan la decisión de considerar que los individuos con ramas floríferas que han sido identificados en los materiales de herbario como *A. tuberosa*, sean considerados como una entidad diferente: *A. criptica*.

En los cuadrantes superiores se observan tres nubes de puntos que en cierta medida mantienen cierta cohesión. Todos los individuos que las integran tienen hojas glabras. Una de esas nubes, que contiene puntos bastante cercanos entre sí, dan cuenta de la similitud existente entre las unidades taxonómicas y se corresponde con *A. patagonica*, que se distingue por la presencia de ramas laterales estériles con hojas lanceoladas o levemente oblanceoladas y distantes entre sí. El resto de los puntos corresponden a *A. ruscifolia* y bajo esta especie puede reconocerse a las dos variedades: *A. ruscifolia* var. *crassifolia* por la presencia de hojas ovadas y más o menos deltoideas, crasas y con tan sólo una vena central visible en el envés, y *A. ruscifolia* var. *ruscifolia* cuyas hojas son ovado-lanceoladas y coriáceas, con 5-7 venas visibles y más o menos prominentes en la cara abaxial de la lámina.

La dispersión de puntos se debe a la enorme variabilidad encontrada en la especie, mientras que la concentración de algunos puntos responde a algunas tendencias que pueden asociarse a procesos poblacionales locales que se manifiestan en el fenotipo. Si bien existe una mezcla aleatoria de caracteres en todos los ejemplares revisados y asignados a esta especie, tal como se analizó anteriormente, es posible encontrar para algunas localidades ciertos patrones morfológicos.

En un patrón, que se concentra en Calingasta (San Juan) es notorio el color oscuro -casi negro- de las hojas cuyas venas -algo discoloras- contrastan con el color del limbo en el material herborizado. A su vez estas hojas son anchamente ovadas con la base más o menos cordiforme, yuxtapuestas respecto de las hojas adyacentes y con una textura marcadamente coriácea. Si bien este patrón es común en parte de las provincias de Mendoza y San Juan, también se ha encontrado en otras localidades aisladas en la provincia de Chubut por lo que no queda claro aun las causas a las que responde.

En otras localidades, especialmente hacia el sur del continente en la patagonia austral como Calafate, Lago Argentino o Río Grande, en Tierra del Fuego, y Última Esperanza o Punta Arenas en la XII Región en Chile, las plantas son achaparradas con hojas ovado-lanceoladas e imbricadas, aun cuando en la base de las ramas puedan estar algo más distantes. Entre ambos patrones (el achaparrado y el patrón robusto) existe una enorme variación de caracteres por lo que no es posible, a pesar de ser distinguibles, asignarles un reconocimiento en términos taxonómicos.

Aun cuando *A. ruscifolia* presenta un mosaico de caracteres, esa distribución aleatoria de rasgos morfológicos encontrada en los ejemplares asignados a la especie da cuenta de la amplitud existente en la norma de reacción y por tanto de su plasticidad fenotípica. La distribución geográfica que comprende a ambientes con condiciones tan diferentes, puede ser la razón que la explica.

Los resultados tanto del fenograma como de las coordenadas principales basados en matrices de distancia, dan cuenta de que la distancia fenotípica puede ser un criterio útil para definir a las especies de *Arjona*.

Análisis de Componentes Principales

El Análisis de Componentes Principales, basado en la matriz de correlación entre caracteres, permite agrupar a los taxa en el espacio que conforman los componentes 1 y 2, que son aquellos en los que se concentra la mayor contribución de esos caracteres (anexo 2) a los agrupamientos (figura 7.4). El resultado, es congruente con los obtenidos a partir del análisis de coordenadas principales (figura 7.3) y del fenograma (figura 7.2).

En el gráfico, tal como ocurre con los resultados de las coordenadas principales (figura 7.3), se puede distinguir claramente a *A. pusilla* separándose del resto de las especies en el cuadrante inferior izquierdo lo que no resulta sorprendente, porque como ya se discutió ésta precisamente es la especie más disímil dentro del género.

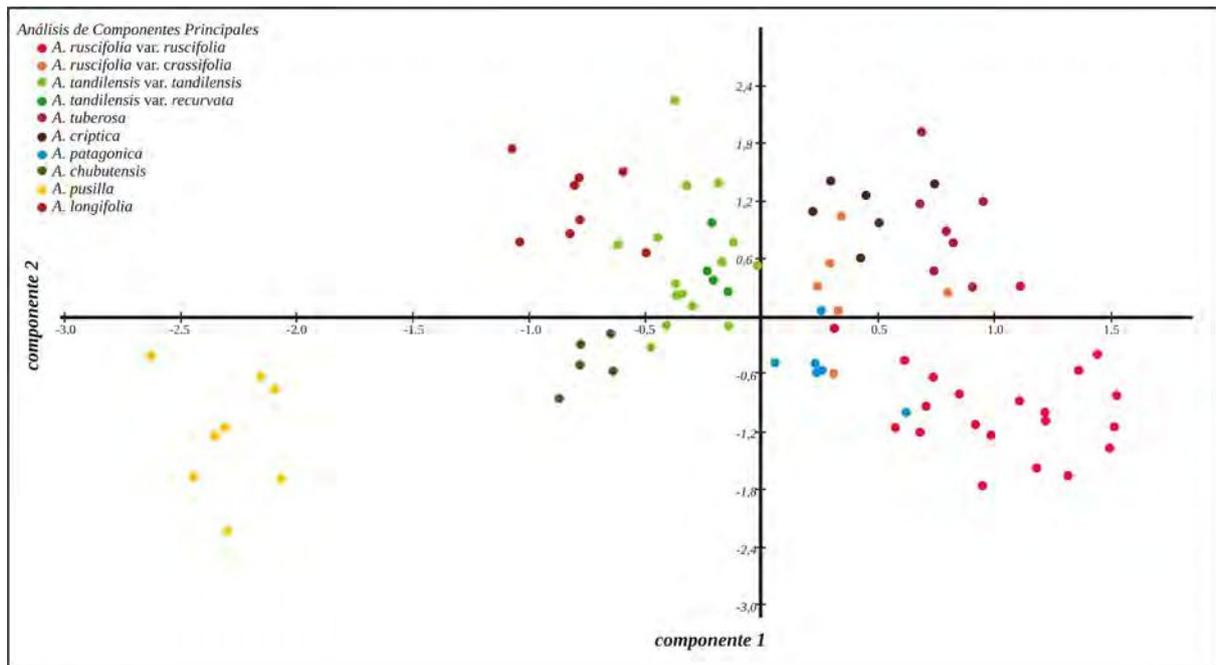


Figura 7.4 Análisis de Componentes Principales del género *Arjona* sobre una matriz de correlación de caracteres.

También es posible encontrar en ese mismo cuadrante una nube de puntos que se corresponde con *A. chubutensis*, mientras que en el cuadrante izquierdo superior es posible distinguir a los ejemplares pertenecientes a *A. longifolia*. Cercana a éstos se observa una nube de puntos que delimita a aquellos ejemplares rotulados como *A. tandilensis*. En el cuadrante superior derecho es posible ubicar a *A. criptica* y a *A. tuberosa*, resultados que no son diferentes de lo esperado respecto de aquellos que arrojan el fenograma, mientras que en el cuadrante inferior derecho es posible distinguir a la mayor cantidad de ejemplares de *A. ruscifolia* y de *A. patagonica*. La dispersión de los puntos, de igual modo, podría responder a la existencia de un mosaico de caracteres en algunos ejemplares, especialmente en aquellos que se distribuyen en el sur de la patagonia.

Por su parte los ejemplares de *A. ruscifolia* var. *crassifolia*, llamativamente -y a pesar de ser robustos, fruticulosos y con hojas crasas-, combinación de caracteres que los distingue de los taxa restantes, no conforman una nube condensada de puntos, sino que éstos aparecen también dispersos e incluso conniventes a la ubicación espacial de los ejemplares de otras especies. Esto podría responder a la influencia de la correlación de caracteres aislados como la

presencia compartida de flores en las ramas laterales, que comparte, por ejemplo, con *A. criptica*.

La distribución de los puntos en el espacio, que se corresponden con cada uno de los individuos, es determinado por la contribución diferencial (ya sea positiva o negativa) de cada uno de los caracteres y esa correlación está mediada por el impacto que tiene cada carácter en ambos componentes (figura, 7.5).

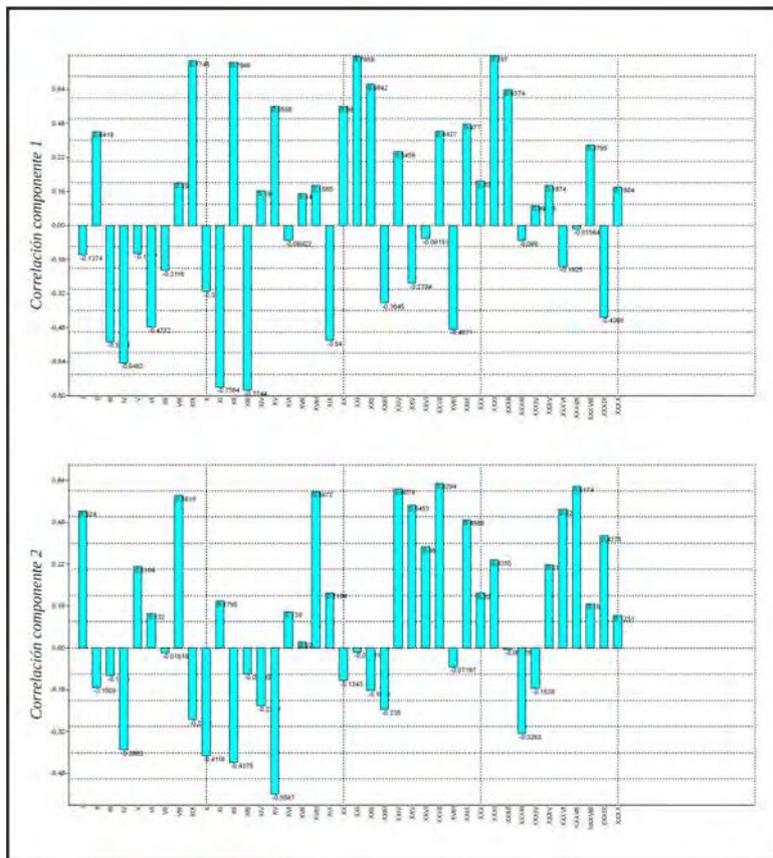


Figura 7.5 Contribución diferencial de cada uno de los caracteres en los componentes 1 y 2.

Siendo que el primer componente acumula la mayor contribución es interesante destacar cómo la manera en que se conforman las nubes de puntos, y por tanto la delimitación de las especies, está influenciada por caracteres como la forma de la hoja, la forma de inserción de la base de éstas en relación al eje de las ramas, la cantidad de nervios (que constituye uno de los caracteres que más contribuye al agrupamiento de los ejemplares) y la pubescencia de las bracteolas.

Sin embargo, y como resultado de ese mismo razonamiento, en el espacio que conforma la intersección de los componentes, se observa una nube de puntos convergentes donde resulta complejo demarcar a las especies (figura 7.4). Esto, probablemente se corresponda con el hecho de que son, precisamente, los rasgos más variables o los caracteres que menos contribuyen al agrupamiento de las OTU's en esos componentes, los que están influenciando la ubicación de los puntos en esa región del espacio.

Una representación tridimensional del tercer componente respecto de los dos primeros probablemente contribuiría a esclarecer los límites. No obstante, en esas intersecciones se ubican los ejemplares intermedios o aquellos que en un determinado carácter pueden ser similares a otros, pero que sobre la base de la combinación particular de los caracteres responden a especies morfológicamente diferentes. En este sentido, las especies del género si bien son claramente distinguibles, responden a un criterio politético, lo que implica que pueden ser definidas por una combinación particular de caracteres que operan como límites en su demarcación.

La disyuntiva que se plantea entonces sería la de dilucidar si la superposición o la connivencia de esos puntos que representan a individuos “intermedios” implicaría considerar una única especie bajo la cual existirían formas extremas pero con una gran variabilidad intermedia o si se consideran como especies diferentes con posibilidad de hibridar.

La adhesión a una u otra hipótesis requeriría reconocer a la especie desde el punto de vista epistemológico como una entidad real (Crisci, 1981) o nos enfrentarían a la encrucijada de considerarlas como entidades nominales sin existencia real, en tanto las entidades de facto corresponderían a los individuos que las componen. En tal caso, los individuos de *A. tuberosa* o de *A. patagonica*, por ejemplo, que comparten el área de distribución con ejemplares ampliamente distribuidos de *A. ruscifolia*, si bien podrían estar sometidos a barreras de aislamiento que, probabilísticamente, limitarían el flujo génico podrían aleatoriamente intercambiar gametas entre aquellos que bajo uno u otro binomio integren formas cercanas.

Esta discusión no supone hibridación, sino un enfoque poblacional en el que no siempre la especie morfológica es congruente con los procesos de especiación que puedan acontecer en

esas poblaciones y por lo tanto no siempre los límites que impone la taxonomía se ven reflejados en algunos ejemplares. La decisión entonces requiere de una mirada pragmática o del empleo de otras metodologías que abonan las sugerencias de esta tesis.

En cualquier caso estas conjeturas dan cuenta de las limitaciones inmanentes a la fenética como programa de investigación, ya que si bien suele ser útil para delimitar la inclusión de ciertos individuos bajo los límites que definen a una u otra especie taxonómica, la dificultad a la que nos enfrenta es a la de no poder definir si esas similitudes responden a convergencias o si forman parte de la historia de las especies y de sus límites reales, un análisis que se desprende del aporte de los supuestos y controversias sobre los que se basa la sistemática filogenética (Goyenechea y Contreras-Ramos, 2007).

Análisis filogenético

Si se pretende clasificar la diversidad biológica en grupos que a su vez permitan reconstruir la historia de la vida, es imperioso, como hipótesis, proponer [y convalidar] su monofilia; esto es: considerar a todos los descendientes que puedan haber derivado de un ancestro común y que en términos evolutivos podrían constituir evidencia de una población ancestral que contenga a la variabilidad genética expresada en el fenotipo de las especies actuales.

El camino tradicional ha sido la búsqueda comparada de caracteres en el fenotipo, pero garantizando -a diferencia de los principios de la sistemática fenética- que éstos constituyan homologías, es decir evidencias de la existencia de una historia que conecte a los estados de los caracteres presentes en los individuos actuales con el ancestro en común en el cual pueda observarse -o suponerse- al menos uno de los estados que expresan el fenotipo de sus descendientes (Roffé, 2020).

La influencia del ambiente en el fenotipo, y por tanto la adaptación, continuó [y continúa] siendo un problema interpretativo que ha contribuido a que métodos basados en evidencia molecular, hayan ganado centralidad en el trabajo taxonómico durante las últimas décadas, considerado crucial a la información genética contenida en el ADN bajo el supuesto de no estar “contaminada” por la expresión, y en ese caso, reflejar la huella de los cambios adquiridos por evolución. No obstante, y más allá de la importancia que reviste la filogenia molecular, no existe modo de evitar la morfología porque ésta constituye, incluso en ese tipo de estudios, el punto de partida en la determinación de las unidades de trabajo. De esta manera, el uso de caracteres morfológicos resulta relevante siempre que en éstos exista evidencia de homología (Ochoa y Barahona, 2016) como garantía del origen común.

Monofilia del género *Arjona*

La familia Schoepfiaceae, a la cual pertenece *Arjona*, constituye un grupo monofilético según Der y Nickrent, (2008). Los autores, basados en estudios moleculares, reconocen en el género

Misodendrum (Misodendraceae) al grupo hermano de esa familia. La totalidad de las especies de *Misodendrum* son muérdagos exclusivos de árboles del género *Nothofagus* (Orfila, 1976, 1978) por lo que pareciera existir un fenómeno de coevolución entre ambos (Zavaro Pérez *et al.*, 1997). A diferencia de las especies de *Misodendrum*, aquellas comprendidas en la familia Schoepfiaceae son parásitas de raíces.

Dentro de Schoepfiaceae, tanto las especies del género *Arjona* como las de su grupo hermano, *Quinchamalium*, presentan vástagos aéreos que portan hojas y flores y un rizoma ramificado y provisto de raíces con haustorios en su extremo distal a modo de ganchos, tal como se detalló en el capítulo que refiere a los patrones morfológicos. Además, la presencia de un espolón en el extremo distal de cada lóbulo del tubo de la corola y las brácteas concrecentes que conforman una urceola en la base de las flores, permiten distinguir a las especies de *Quinchamalium* de aquellas que integran el género *Arjona*, donde ambos caracteres están ausentes.

Arjona, por su parte, a diferencia de *Quinchamalium*, posee tricomas amarillentos, más o menos hispídulos y sumamente conspicuos en el interior del tubo de la corola a la altura y por detrás de las anteras. Si bien este carácter, al igual que otros como las brácteas y bracteolas libres, por ejemplo, están presentes en todas las especies del género, es importante obtener evidencia empírica que permita corroborar si existe un origen común entre todas las especies asignadas a *Arjona* y contribuir en base a esta evidencia a la comprensión de los procesos que pudieron haber acontecido en relación tanto a la segregación de los estados de los caracteres como a la reconstrucción de la filogenia del género.

Materiales y Métodos

Para el análisis filogenético se utilizaron como taxa terminales a las especies delimitadas en el capítulo del tratamiento taxonómico. Se establecieron treinta y siete caracteres (anexo 3), tanto cuantitativos (Goloboff *et al.*, 2006) como cualitativos siempre que cumplieran con la condición de homología. Aquellos de naturaleza continua fueron transformados en discretos según las sugerencias de Stevens (1991) y de Pimentel y Riggins (1987), considerando que este tipo de datos han demostrado aportar información filogenética relevante y por lo tanto no

existe razón para excluirlos de los análisis cladísticos (Goloboff *et al.*, 2006). Por su parte, en el caso de los cualitativos se consideraron tanto los doble estado como los multiestado.

Con el propósito de corroborar la monofilia del género *Arjona*, se incorporaron al análisis, dos especies del género *Quinchamalium* (Schoepfiaceae) y una especie del género *Misodendrum* como grupos externos. La elección del grupo externo se realizó en base a los resultados del cladograma obtenido para el orden Santalales (Der y Nickrent, 2008) sobre la base de caracteres moleculares. Aquellos estados presentes en las especies de *Misodendrum* fueron considerados como plesiomórficos y por tanto codificados con un cero, mientras que al resto de los estados les fue asignado un número diferente que los distingue, pero sin que hayan sido considerados en el análisis de manera ordenada ni aditiva, lo que implica que en la búsqueda de los árboles más parsimoniosos no existieron constricciones impuestas *a priori*.

Los datos fueron procesados bajo el principio de parsimonia (Kitching *et al.*, 1998; Goloboff, 1995; Goloboff *et al.*, 2018) que establece que una vez construidas las hipótesis (cladogramas o árboles filogenéticos) se elige aquella que presente la menor cantidad de pasos evolutivos (Palacio *et al.*, 2020). El procesamiento de la matriz de datos se realizó utilizando los programas PAST versión 2.17c (Hammer *et al.*, 2001) y TNT versión 1.5 (Goloboff y Catalano, 2016).

La búsqueda de los árboles más parsimoniosos se realizó por dos vías. Por una parte se utilizó el método de *Branch and Bound* (Narendra y Fukunaga, 1977) que permite intercambiar ramas sobre las topologías de árboles encontradas de manera heurística como forma de rastrear subconjuntos o agrupamientos parsimoniosos, desechando aquellos que superan la menor cantidad de pasos obtenidos, mientras que la optimización se realizó utilizando el algoritmo de Wagner (Wagner, 1961; Farris, 1970) que constituye uno de los criterios más flexibles y con mínimas restricciones respecto de los cambios de estado en los caracteres. Esto implica permitir convergencias y reversiones a pesar de que, en cierta medida, contribuyen a obtener árboles de mayor longitud por permitir, tal como refiere Kitching *et al.* (1998), la recurrencia de reversiones en la historia de un carácter en particular.

El algoritmo de Wagner, por otra parte, se utilizó como forma de optimizar la búsqueda de árboles al emplear el método de *Tree Bisection and Reconnection* (TBR) que selecciona un clado del árbol y los separa en subárboles, creando nuevas topologías a partir de las ramas internas de cada uno de ellos. De esta manera, se evalúan, para los nuevos ensambles, todos los subárboles posibles en función de la longitud obtenida a partir de las reconexiones evaluadas, almacenando la mejor de esas topologías encontradas. Así, en la búsqueda de los árboles más cortos se ensamblan fragmentos de los clados en las configuraciones originales antes de hacerlo en cada una de las ramas.

Para la totalidad de los árboles obtenidos se calculó el grado de homoplasia a través del índice de consistencia, dividiendo el número de cambios en el estado de un carácter por el número de pasos efectivos de ese carácter, y considerando que cuando el índice resulta igual a uno (1) debería interpretarse como inexistencia de homoplasias. En consecuencia, en la medida en que decrece el índice de consistencia aumenta la homoplasia y por tanto la posibilidad de paralelismos o convergencias y de reversiones en los estados de los caracteres (Haro, 2011).

La sostenibilidad y robustez de cada una de las ramas fue calculada utilizando el índice de bootstrap a partir de 10.000 réplicas de los árboles obtenidos originalmente, teniendo en cuenta que el método proporciona, a partir de inferencias estadísticas y estimaciones de sesgo, los intervalos de confianza (Hesterberg, 2011) de un clado en particular. Finalmente con los árboles obtenidos se calculó un árbol de consenso estricto.

Resultados y Discusión

Filogenia del género *Arjona*

El análisis filogenético obtenido utilizando métodos heurísticos (TBR y el algoritmo de Wagner), permitió rastrear un total de 1600 árboles de los cuales sólo tres resultaron ser los más cortos con una longitud de 107 ($L= 107$) pasos y un índice de consistencia de 0,62. Los valores de bootstrap se muestran en cada uno de los nodos de los clados del árbol (figura 8.1).

De igual manera, cuando la matriz se sometió a una búsqueda utilizando algoritmo de *Branch and Bound* con una optimización de Wagner, se rastrearon 3.195.882 árboles de los cuáles se

obtuvieron sólo tres que resultaron ser igualmente parsimoniosos y con una longitud de 107 pasos y un índice de consistencia de 0,62 (igual que cuando se aplicó el método heurístico).

El cladograma seleccionado a partir de los resultados (figura 8.1) confirma que, tal como sugieren Der y Nickrent (2008), *Misodendrum* (Misodendraceae) constituye el grupo hermano de los géneros *Arjona* y *Quinchamalium*. Los dos últimos géneros comparten sinapomorfías como el hermafroditismo de la flor [c36₍₁₎] y la cantidad de estambres que en ambos géneros es de cinco [c37₍₁₎] y resultan ser epipétalos [c35₍₁₎], lo que supone que la concrecencia de ambos verticilos constituyó una novedad evolutiva respecto de las especies del género *Misodendrum* donde se presentan flores unisexuales, de las cuales, las masculinas, sólo tienen 2 estambres libres. Los valores que sostienen el clado que distingue a los géneros de Schoepfiaceae de *Misodendrum* alcanzan un 100% de robustez.

Otras sinapomorfías que subtienden el nodo, como el tipo de rizoma [c01], la forma de las hojas [c11], la presencia de mucrón en el ápice de las hojas [c19], el tipo de inflorescencia [c26], la concrecencia de las brácteas [c29] y la presencia de quilla en los lóbulos de la corola [c33] si bien resultan novedades para *Quinchamalium* y algunas especies basales del *ingroup*, presentan estados diferentes en el resto de las especies del género *Arjona*. El análisis de cada uno de los caracteres será detallado oportunamente en este capítulo.

Los resultados indican que *Arjona* es monofilético. Esto implica que comprende a todas las especies descritas para el género, por lo que los límites taxonómicos definidos como criterio de demarcación en el arreglo taxonómico resultan adecuados. La robustez del clado que sostiene a *Arjona* como un grupo monofilético alcanza el 61%.

Las sinapomorfías que sostienen la monofilia de *Arjona* son la presencia de brácteas y bracteolas libres en la base de las flores [C29₍₁₎], que en *Quinchamalium* están soldadas formando un apéndice urceolado que envuelve la base de la corola, la ausencia de quilla [c33₍₂₎] en los lóbulos de la corola (presente en *Quinchamalium*) y los tricomas amarillentos en la garganta de la corola por detrás de las anteras [C34₍₁₎] que están ausentes en

Quinchamalium. Los otros caracteres que sostienen a *Arjona* muestran una evolución en los estados que será analizada oportunamente.

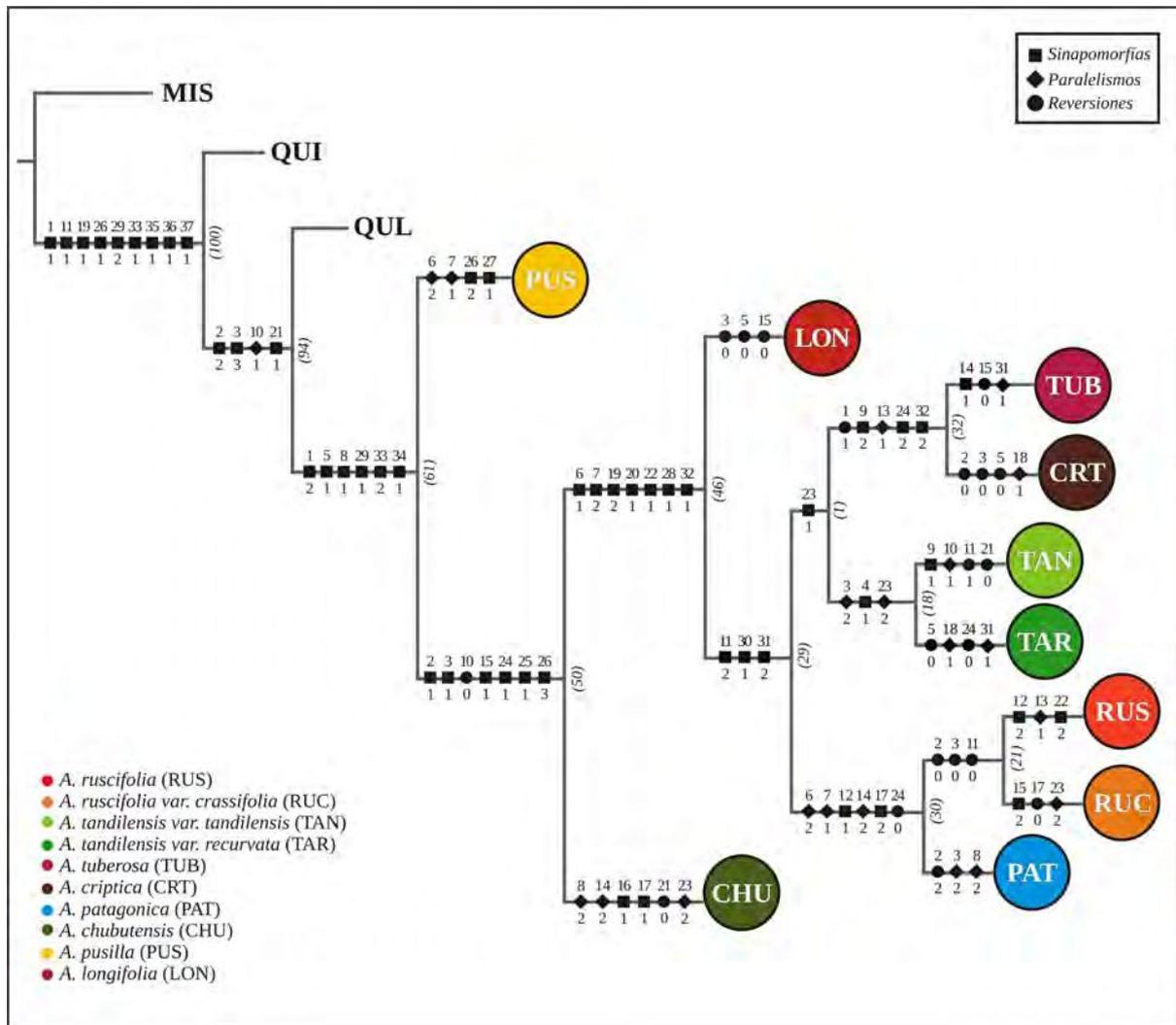


Figura 8.1 Uno de los tres cladogramas obtenidos para el género *Arjona* Cav., donde se superponen los estados de los caracteres. Los números entre paréntesis representan valores de bootstrap.

En las tres topologías obtenidas (figura 8.2) *A. pusilla* (PUS) es la especie más basal, mientras que *A. chubutensis* (CHU) constituye la especie hermana de *A. longifolia* (LON) y del resto de las especies del género. *A. longifolia*, a su vez, subtiende un grupo monofilético que en todas las topologías comprende comprende dos clados. En la topología elegida (figura 8.1; 8.2A), uno de los clados está formado por dos subclados: aquel que comprende a *A. tuberosa* (TUB) y a *A. criptica* (CRT) y el que integran las dos variedades de *A. tandilensis* (TAN-TAR),

mientras que el otro grupo monofilético está conformado por un clado que reúne a las dos variedades de *A. ruscifolia* (RUS-RUC) y que es hermano de *A. patagonica* (PAT).

Los otros dos cladogramas difieren entre sí en las relaciones existentes entre las especies del clado conformado por *A. tuberosa*, *A. criptica*, *A. tandilensis* var. *tandilensis*, *A. tandilensis* var. *recurvata*, *A. patagonica*, *A. ruscifolia* var. *ruscifolia* y *A. ruscifolia* var. *crassifolia*.

En el segundo de los árboles (figura 8.2B), el clado integrado por *A. tuberosa* y *A. criptica* resulta hermano del que comprende a *A. patagonica* y a ambas variedades de *A. ruscifolia*, y a su vez, este clado es hermano de aquel que comprende a *A. tandilensis* var. *tandilensis* y a *A. tandilensis* var. *recurvata*. En la otra de las topologías, igualmente parsimoniosa (figura 8.2C), el clado compuesto por *A. tuberosa* y *A. criptica* es hermano de aquel que se encuentra conformado por los clados que integran las dos variedades de *A. tandilensis*, por un lado y el que está integrado por *A. patagonica* y las variedades de *A. ruscifolia*.

Es interesante destacar que las conmutaciones entre las ramas, que son las que justifican las diferencias en las topologías, no alteran la monofilia del clado que las contiene, lo que permite afirmar que, a pesar de las alternativas, estas especies tienen una historia en común. El bajo soporte de algunas ramas (menor al 50%) reflejan altos niveles de homoplasia en el grupo en estudio, aunque en este sentido Whitfield y Lochart, (2007) han demostrado que el grado de apoyo moderado en el soporte de las ramas también puede explicarse cuando existe una radiación rápida de los linajes. Esta diversidad de topologías puede sintetizarse en un árbol de consenso estricto (figura 8.2D) que refleja una politomía que reúne a la diversidad de historias que reconstruyen cada uno de los árboles igualmente parsimoniosos para ese clado.

No es menor, que en todas las configuraciones *A. criptica* sea la especie hermana de *A. tuberosa* porque los ejemplares asignados a *A. criptica* han sido tradicionalmente confundidos con los de *A. tuberosa*. Asimismo, *A. patagonica* es hermana de *A. ruscifolia* conformando un clado que se mantiene estable en todas las topologías. A su vez, los clados de *A. ruscifolia* y de *A. tandilensis* están siempre conformados por las variedades de cada una de esas especies, lo que podrían sugerir eventos de cladogénesis en esas poblaciones que sustentan las decisiones taxonómicas tomadas en esta tesis.

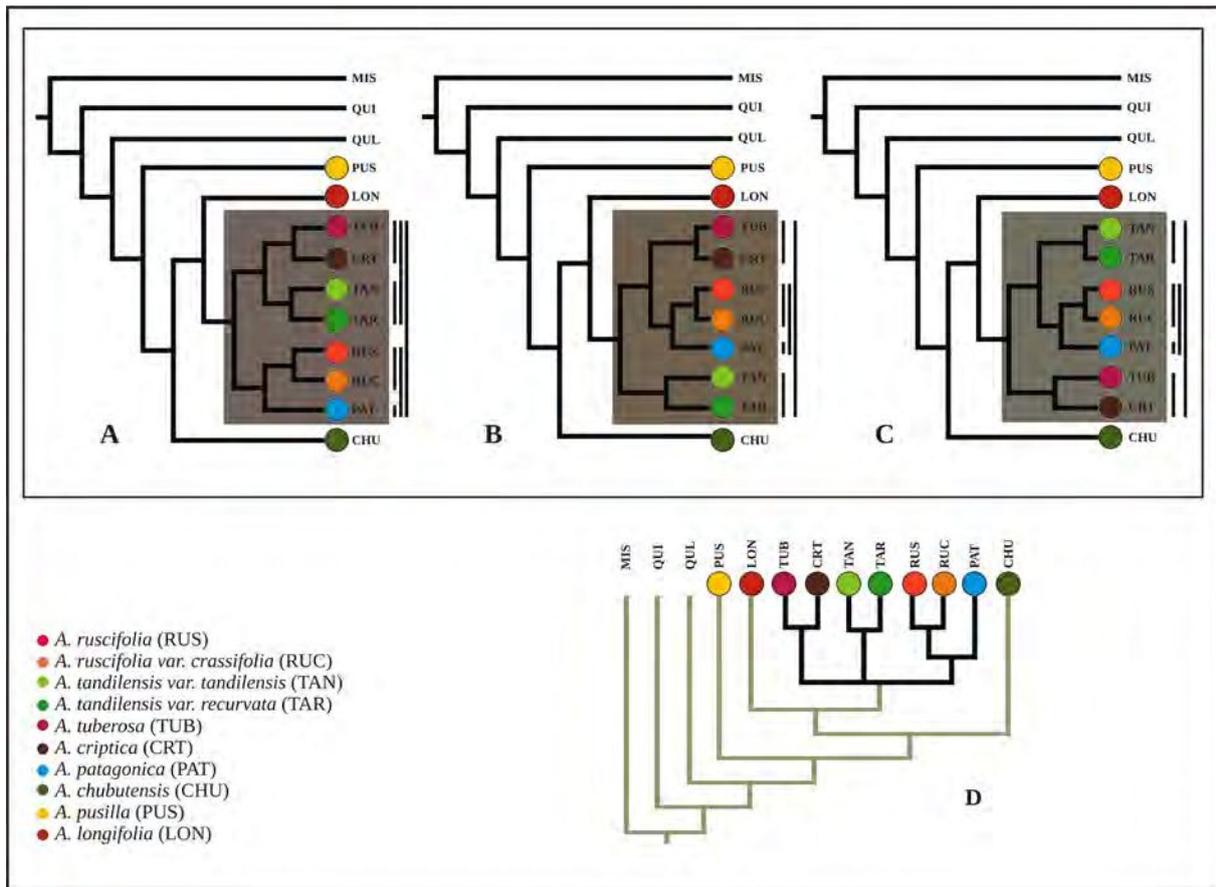


Figura 8.2 A) topologías de los cladogramas obtenidos para el género *Arjona*. El clado marcado en el rectángulo -en cada árbol- señala las diferentes conmutaciones existentes para las topologías. B) árbol de consenso estricto.

Análisis de los caracteres

A. pusilla es la especie hermana del resto de aquellas que integran el género *Arjona*. Algunos rasgos de esta especie son compartidos con formas gráciles de *Quinchamalium* (figura 8.1). En *A. pusilla* los tubérculos son alargados [c06₍₂₎] y se disponen de manera perpendicular respecto del rizoma [c07₍₁₎]. Además, sus flores están agrupadas en inflorescencias racemiformes [c26₍₂₎] y paucifloras [27₍₁₎]. La especie más cercana a *A. pusilla* es *A. chubutensis* con quien comparte varias simplesiomorfías que insinúan evidencia de ancestría cercana.

El clado que contiene al resto de las especies del género, de las cuales *A. chubutensis* es la más plesiomórfica, está subtendido por caracteres como el porte erguido de la planta [c02₍₁₎] pero no grácil (como en *A. pusilla*), el aspecto de candelabro debido al tipo de ramificación

[c03₍₁₎], la textura coriácea de las hojas [c15₍₁₎], la presencia de indumento en la lámina [c24₍₁₎] de las hojas con proyecciones o papilas epidérmicas cónicas [c25₍₁₎] y las inflorescencias corimbiformes [c26₍₃₎]. No obstante algunos caracteres como el tipo de ramificación [c03] o la pubescencia de las hojas [c24] manifiestan otros estados en algunas de las especies más inclusivas. En *A. chubutensis*, además, las hojas con márgenes marcadamente revolutos [C16₍₁₎] y con la lámina incurvada en su ápice [C17₍₁₎] constituyen autapomorfías.

El clado siguiente (LON (((TUB-CRT) (TAN-TAR)) ((RUS-RUC) PAT))) está soportado por los siguientes estados de los caracteres: la forma ovoide del tubérculo [c06₍₁₎] y su posición no perpendicular al rizoma [c07₍₂₎], la presencia de mucrón en el ápice de las hojas [c19₍₂₎] que suele ser pungente [c20₍₁₎], la venación fundamentalmente trinervia [c22₍₁₎], la forma ovado-lanceolada de las brácteas [c28₍₁₎] y el indumento pubérulo [c32₍₁₎]. Si bien estos caracteres son novedades para el clado, en algunas de las especies que lo integran se manifiestan otros estados para algunos de estos caracteres.

Arjona longifolia constituye el grupo hermano de las restantes especies del género y éstas conforman un clado que se escinde en otros dos grandes clados menos inclusivos. Las hojas lanceoladas [c11₍₂₎], el ápice no apiculado de la brácteas [c30₍₁₎] que forma una arista [c31₍₂₎] constituyen novedades que conectan filogenéticamente a las especies con el ancestro común.

Uno de los clados ((TUB-CRT) (TAN-TAR)), que está soportado por la venación prominente en la cara adaxial [c23₍₁₎], comprende dos grupos monofiléticos. El clado que reúne a *A. tuberosa* y *A. criptica*, está soportado por caracteres como el rizoma suberecto [c01₍₁₎], el vástago pubescente [c09₍₂₎], con hojas no distantes entre sí [c13₍₁₎], las hojas densamente pubescentes o tomentosas [c24₍₂₎] y las brácteas pubescentes [c32₍₂₎]. El otro de los grupos monofiléticos del clado lo integran *A. tandilensis* y la forma xerofítica de ésta: *A. tandilensis* var. *recurvata*. La forma aracnoidea de las ramas [c04₍₁₎] es la sinapomorfía que lo soporta. Otros caracteres que sostienen el clado ([c03₍₂₎] y [c23₍₂₎]) constituyen paralelismos.

Por otra parte, el otro clado está conformado por *A. patagonica*, *A. ruscifolia* var. *ruscifolia* y *A. ruscifolia* var. *crassifolia*. Las hojas adnatas al vástago [c12₍₁₎] y patentes [c17₍₂₎] son sinapomorfías que reúnen a estas especies. *Arjona patagonica* es la especie hermana de las

dos variedades de *A. ruscifolia*. Tanto *A. ruscifolia* var. *ruscifolia* como *A. ruscifolia* var. *recurvata* están soportadas por caracteres plesiomórficos que también se encuentran presentes en las especies de *Quinchamalium* y que por lo tanto constituyen una reversión.

Evolución de los caracteres

La evolución de los caracteres constituye una evidencia de los procesos de especiación porque la adquisición de nuevos estados para un carácter, constituye tanto evidencia de ancestría como de homología asociada a la cladogénesis. Comprender la segregación de los diferentes estados para cada carácter en atención a la historia compartida de las especies del género permite corroborar la monofilia y formular hipótesis respecto de los cambios estructurales que implica la radiación adaptativa como proceso (Losos y Mahler, 2010; Gillespie, *et al.*, 2020).

En este sentido, las especies de *Quinchamalium* tienen un rizoma suberecto [c01₍₁₎], mientras que las de *Arjona* es rastrero [c01₍₂₎], salvo en *A. tuberosa* y *A. criptica* (figura 8.3, C01), donde el carácter revierte al estado suberecto [c01₍₁₎]. El porte de la planta es erguido [c02₍₁₎] en la mayoría de las especies, aunque en *A. pusilla* y *A. patagonica* éste es algo más grácil [c02₍₂₎] constituyendo un paralelismo, mientras que las variedades de *A. ruscifolia* son más o menos robustas [c02₍₃₎], lo que resulta una reversión (figura 8.3, C02).

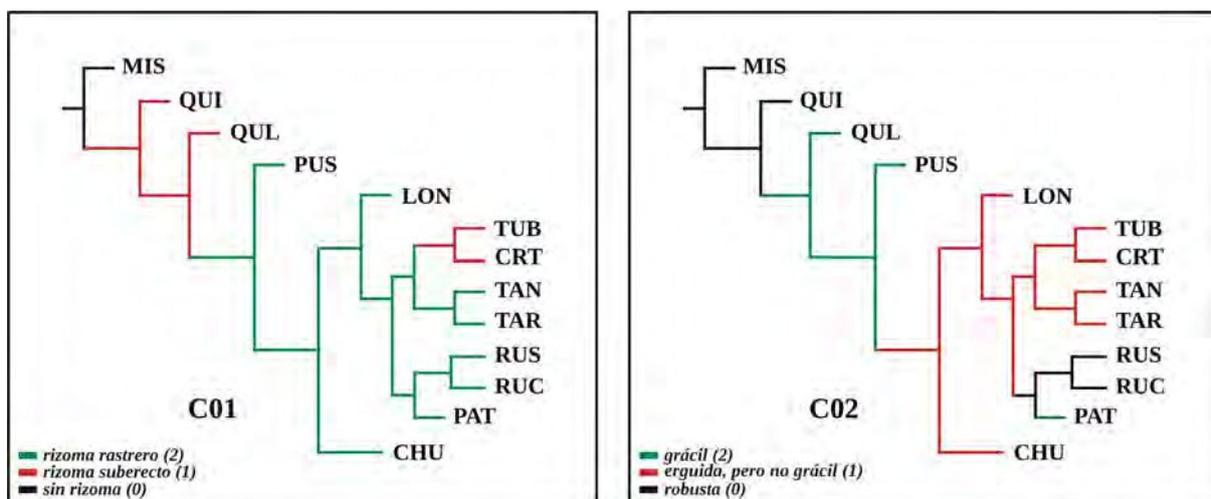


Figura 8.3 Evolución de los caracteres. [C01] tipo de rizoma. [C02] porte de la planta.

A su vez el tipo de ramificación, si bien presenta varios estados, en la mayoría de las especies de *Arjona* se conserva el estado ancestral fruticuloso [c03₍₀₎], sin embargo, en *A. tuberosa* y en *A. chubutensis* las plantas tienen un aspecto de candelabro [c03₍₁₎] que en las dos variedades de *A. tandilensis* y en *A. patagonica* es laxo [c03₍₂₎] y particularmente aparasolado [c03₍₃₎] tanto en *A. pusilla* como en una de las especies de *Quinchamalium* (figura 8.4, C03).

Además, las ramas aracnoideas [c04₍₁₎] constituyen una novedad evolutiva que *A. tandilensis* var. *tandilensis* comparte con *A. tandilensis* var. *recurvata* (figura 8.4, C04), aunque en esta última es notoria la rigidez asociada a su fisionomía xerófito.

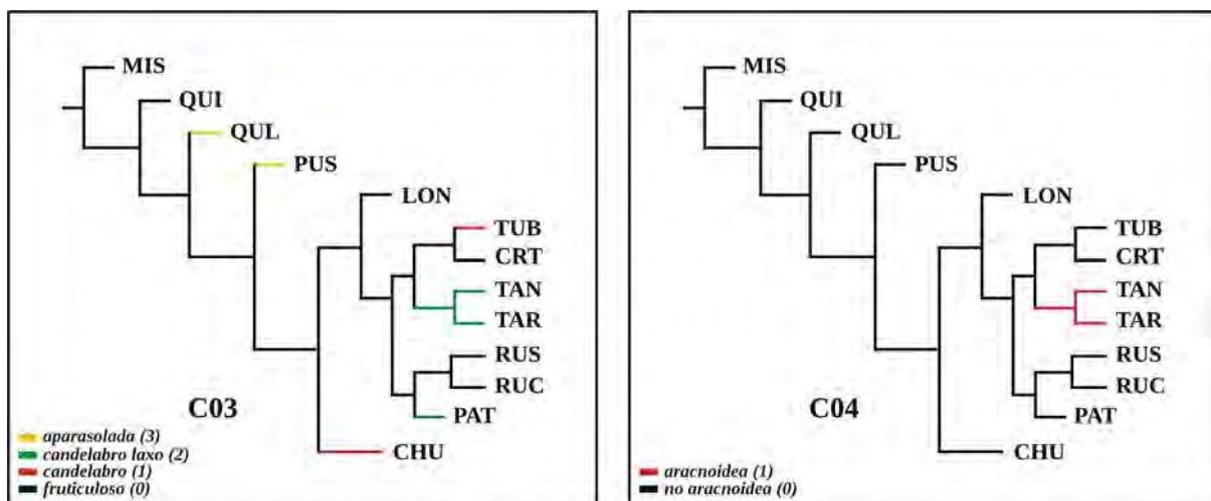


Figura 8.4 Evolución de los caracteres. [C03] tipo de ramificación. [C04] aspecto y disposición de las ramas.

Las ramas laterales son estériles [c05₍₁₎] en la mayoría de las especies y esto resulta una novedad en *Arjona* y algunas especies de *Quinchamalium*. Sin embargo, en algunas especies como *A. longifolia*, *A. criptica* y *A. tandilensis* var. *recurvata* las ramas son floríferas [c05₍₀₎]. El carácter constituye una reversión en el género y reviste valor diagnóstico para diferenciar a *A. criptica* de *A. tuberosa*, especie bajo la cual ha permanecido invisibilizada (figura 8.5, C05). Si bien la mayoría de los ejemplares de *A. pusilla* y de *A. ruscifolia* tienen ramas estériles, es posible encontrar algunos individuos en ambas especies con flores en el ápice de las ramas laterales. El carácter en ambas especies no parece conformar una tendencia que pueda asociarse a algún evento de especiación, tal como sí parece ocurrir en *A. tandilensis* var. *recurvata*.

Uno de los caracteres más interesantes, tanto por su valor diagnóstico como por su valor filogenético, es el tubérculo. Salvo *A. chubutensis*, donde no se conocen los tubérculos, gran parte de las especies de *Arjona* presentan un tubérculo ovoide [c06₍₁₎] que en el clado que conforma *A. patagonica* y las dos variedades de *A. ruscifolia* son alargados y fusiformes [c06₍₀₎]. El carácter también aparece como un paralelismo en *A. pusilla* (figura 8.5, C06).

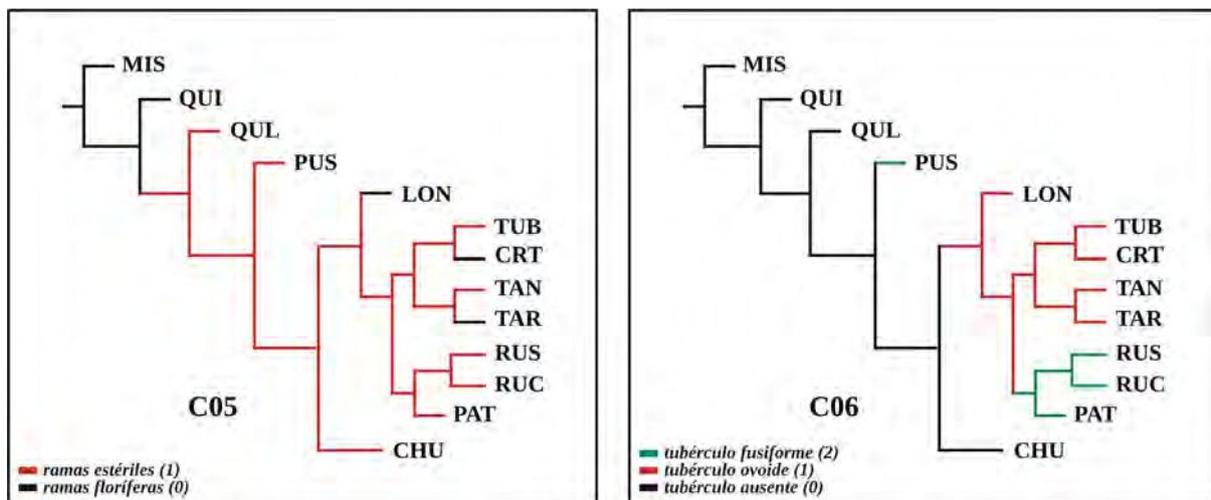


Figura 8.5 Evolución de los caracteres. [C05] presencia de flores en las ramas laterales floríferas. [C06] forma del tubérculo.

La posición del tubérculo respecto del eje del rizoma parece ser un carácter que está relacionado con su forma. De esta manera, en aquellas especies que presentan tubérculos fusiformes éstos se encuentran perpendiculares al eje del rizoma [c07₍₁₎]. Este rasgo aparece también como un paralelismo (figura 8.6, C07) compartido por *A. pusilla* y las especies que integran el clado que reúne a *A. patagonica* y las variedades de *A. ruscifolia*: *A. ruscifolia* var. *ruscifolia* y *A. ruscifolia* var. *crassifolia*.

Por su parte, la presencia de catáfilas de apariencia escumiforme en el rizoma constituye una novedad evolutiva para el género. Una gran mayoría de las especies de *Arjona* tienen catáfilas más o menos ovadas [c08₍₁₎] con excepción de *A. chubutensis* y de *A. patagonica* donde éstas tienen una forma ovado-lanceolada [c08₍₂₎]. El carácter probablemente pudo haberse adquirido paralelamente en estas especies durante la evolución y diversificación del género (figura 8.6, C08).

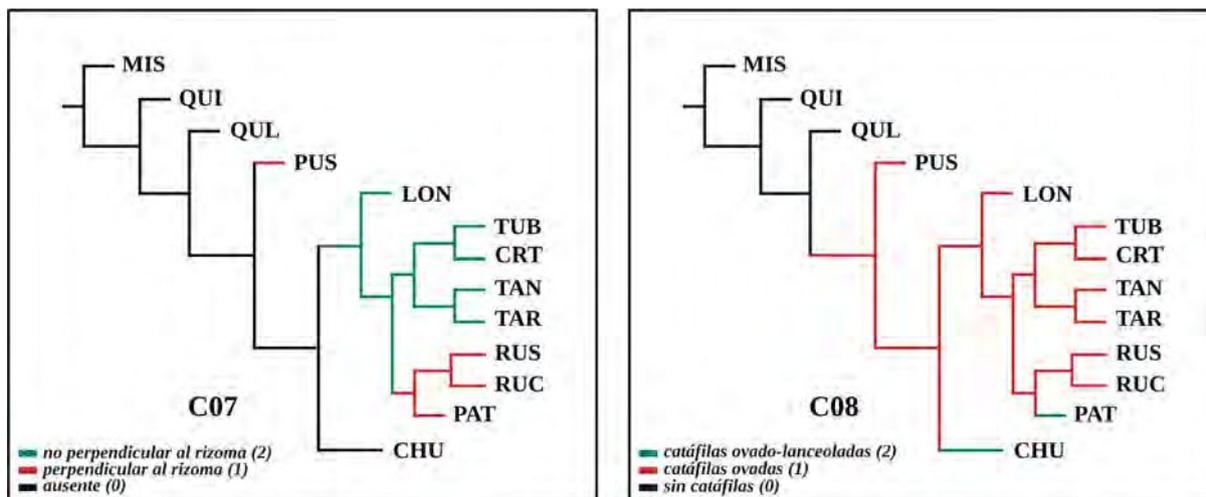


Figura 8.6 Evolución de los caracteres. [C07] disposición del tubérculo en relación al rizoma. [C08] forma de las catáfilas del rizoma.

Los vástagos glabros [c09₍₀₎] constituyen un carácter plesiomórfico que se mantiene en casi todas las especies del género (figura 8.7, C09).

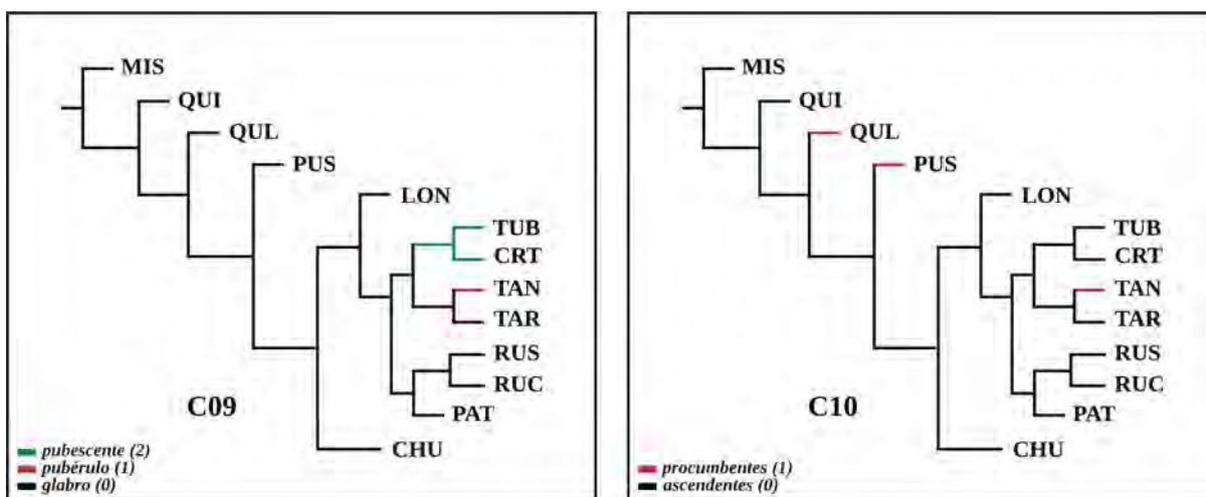


Figura 8.7 Evolución de los caracteres. [C09] pubescencia del vástago. [C10] posición de las ramas.

No obstante en algunas especies se observa indumento. En *A. tandilensis* var. *tandilensis* éste es pubérulo [c09₍₁₎] mientras que en el clado que conforman *A. tuberosa* y *A. criptica* es pubescente [c09₍₂₎]. Los estados de este carácter constituyen novedades evolutivas. Si bien en el cladograma se presenta la adquisición de indumento de manera independiente, ésta podría responder también a una sucesión ordenada de estados sin que esta hipótesis afecte la

parsimonia del árbol. Para ello sería necesario entonces considerar la ausencia de pelos en *A. tandilensis* var. *recurvata* como una reversión.

Además las ramas procumbentes [c10₍₁₎] constituyen autapomorfías que aparecen de manera paralela tanto en *A. pusilla* como en *A. tandilensis* var. *tandilensis* y en una de las especies del género *Quinchamalium* utilizada para enraizar el ingroup (figura 8.7, C10).

Por su parte, las hojas más o menos lineares [c11₍₁₎] son compartidas por algunas especies de *Arjona* y *Quinchalium*. Las lanceoladas [c011₍₂₎] parecen haber derivado de las hojas lineares, mientras que en ambas variedades de *A. ruscifolia* la presencia de hojas ovado-lanceoladas que llegan a ser en algunos ejemplares anchamente ovadas [c011₍₀₎] constituyen una reversión (figura 8.8, C11). Si bien en el género las hojas son mayoritariamente sésiles [c012₍₀₎], en *A. patagonica* y en *A. ruscifolia* var. *crassifolia* son adnatas a las ramas en su base [c012₍₁₎] y en *A. ruscifolia* var. *ruscifolia* resultan semiamplexicaules (figura 8.8, C12).

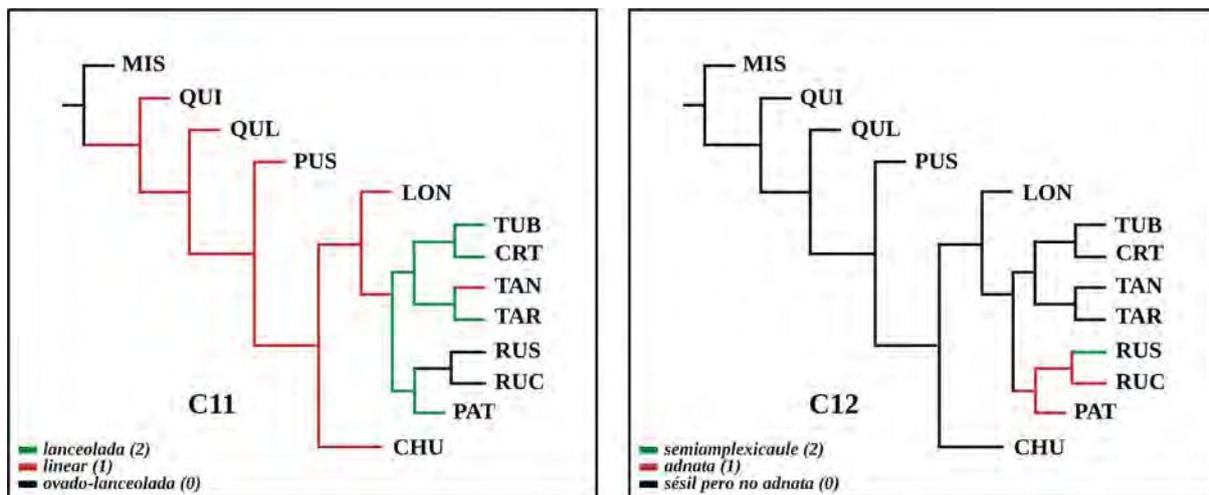


Figura 8.8 Evolución de los caracteres. [C11] forma de las hojas. [C12] inserción de las hojas en el vástago.

Además en la mayoría de las especies las hojas son distantes entre sí [c013₍₀₎], mientras que el acortamiento de los entrenudos [c013₍₁₎] en especies como *A. tuberosa*, *A. criptica* y *A. ruscifolia* var. *ruscifolia* constituye un paralelismo (figura 8.9, C13). El carácter, resulta relevante en la diagnosis de esas especies y de éstas respecto de *A. patagonica* y de *A. tandilensis* var. *tandilensis*, si se considera que a menudo algunas de ellas han sido

consideradas como sinónimos por diferentes autores tal como se discutió en el capítulo reservado al tratamiento taxonómico.

Otro de los caracteres que resultan útiles en la delimitación de estas especies y que contribuye a la combinatoria que permite reconocer los límites taxonómicos existentes entre éstas es la disposición relativa de las hojas que le otorga a las diferentes especies un aspecto particular. Los estados apomórficos son las hojas imbricadas [c014₍₁₎] que constituye una autapomorfía en *A. tuberosa* o las hojas yuxtapuestas [c014₍₂₎] que resultan un paralelismo que *A. chubutensis* comparte con el clado que reúne a *A. patagonica* y a las variedades de *A. ruscifolia*. (figura 8.9, C14). No obstante, en *A. ruscifolia* var. *ruscifolia* se han encontrado algunos ejemplares con hojas muy imbricadas, aunque este carácter parece no conformar un patrón y es parte de la variabilidad que presentan algunos individuos en poblaciones que ocurren en localidades montañas de la cordillera andina tanto en Argentina como en el territorio chileno.

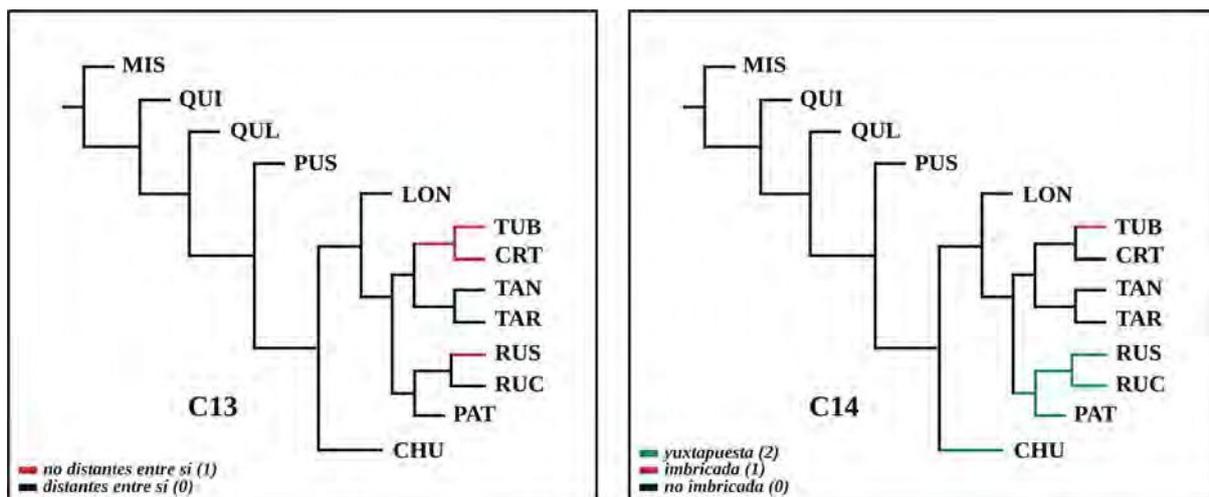


Figura 8.9 Evolución de los caracteres. [C13] distancia relativa de las hojas. [C14] disposición de las hojas.

La textura coriácea de la hoja [c15₍₁₎] es una sinapomorfía en el género con excepción de *A. pusilla* y de *A. longifolia* que tienen hojas papiráceas al igual que los grupos externos, mientras que las hojas crasas constituyen una autapomorfía en *A. ruscifolia* var. *crassifolia* [c15₍₂₎] a la que debe su nombre y que representa una de las novedades derivadas de la cladogénesis respecto de las poblaciones de la variedad ancestral en la que se incluye

taxonómicamente (figura 8.10, C15). Asimismo, el borde revuelto en la lámina de las hojas [c16₍₁₎] constituye una autapomorfía en *A. chubutensis* (figura 8.10, C16).

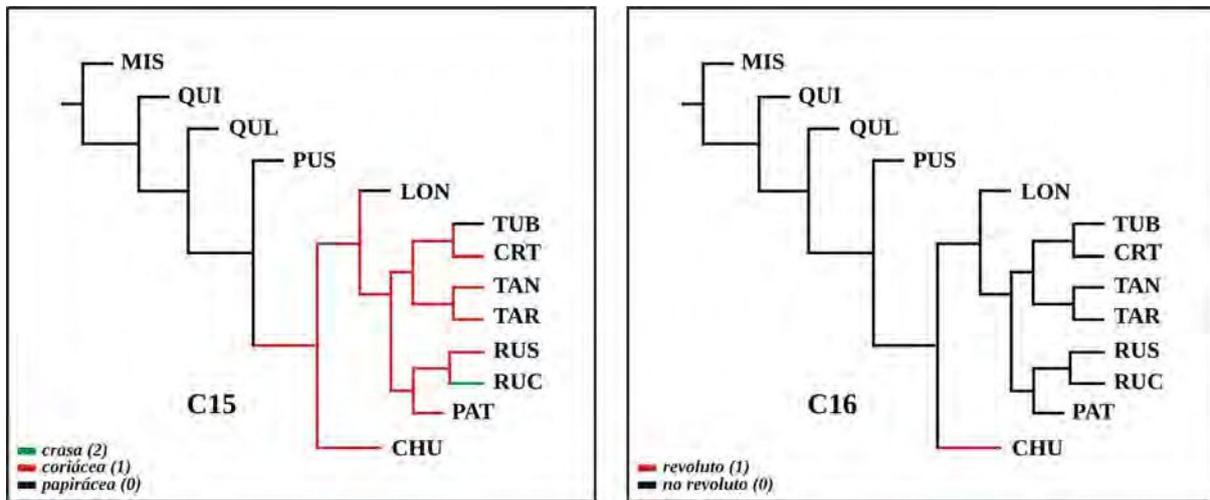


Figura 8.10 Evolución de los caracteres. [C15] textura de las hojas. [C16] margen de las hojas.

Las hojas incurvadas [c17₍₁₎] en *A. chubutensis* y patentes [c17₍₂₎] en *A. ruscifolia* y *A. patagonica* son apomorfías cuya herencia no parece ser aditiva (figura 8.11, C17). A su vez, *A. criptica* y *A. tandilensis* var. *recurvata* presentan hojas reflexas [c18₍₁₎]. El carácter constituye un paralelismo que podría estar relacionado con variaciones locales asociadas al xeromorfismo (figura 8.11, C18).

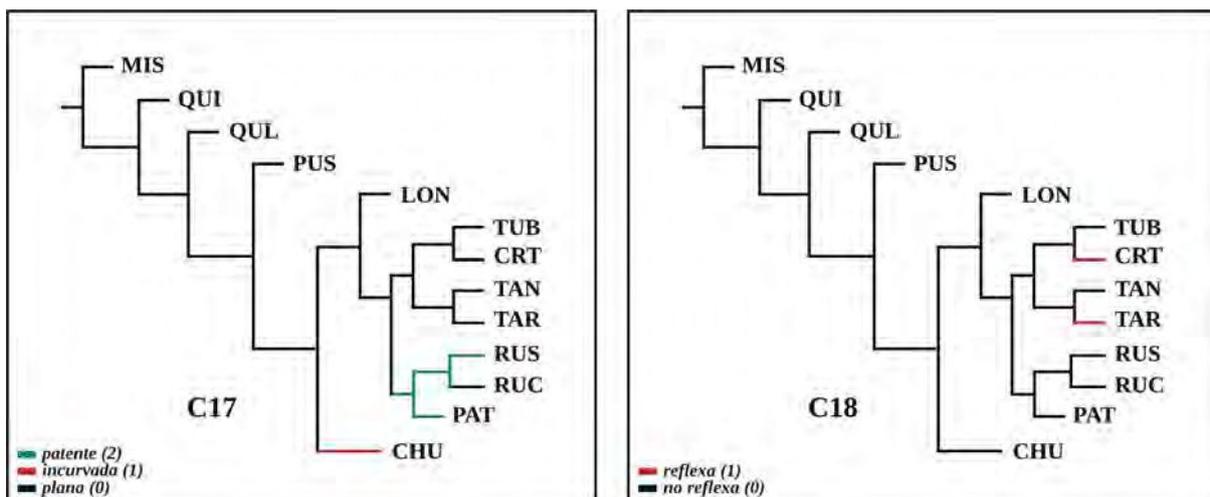


Figura 8.11 Evolución de los caracteres. [C17] plano de las hojas. [C18] posición de las hojas respecto al tallo.

Las hojas mucronuladas [c19₍₁₎] en su ápice es un carácter que comparten *A. chubutensis* y *A. pusilla* con *Quinchamalium* (figura 8.12, C19), mientras que la presencia de un mucrón notorio [c19₍₂₎] es una novedad que soporta al clado que incluye al resto de las especies de *Arjona* con excepción de *A. pusilla* y *A. chubutensis* (figura 8.12, C19). En esas mismas especies el mucrón es pungente [c20₍₁₎] y este carácter también contribuye al soporte del clado (figura 8.12, C20). *A. pusilla* y *A. chubutensis* son inermes [c20₍₀₎].

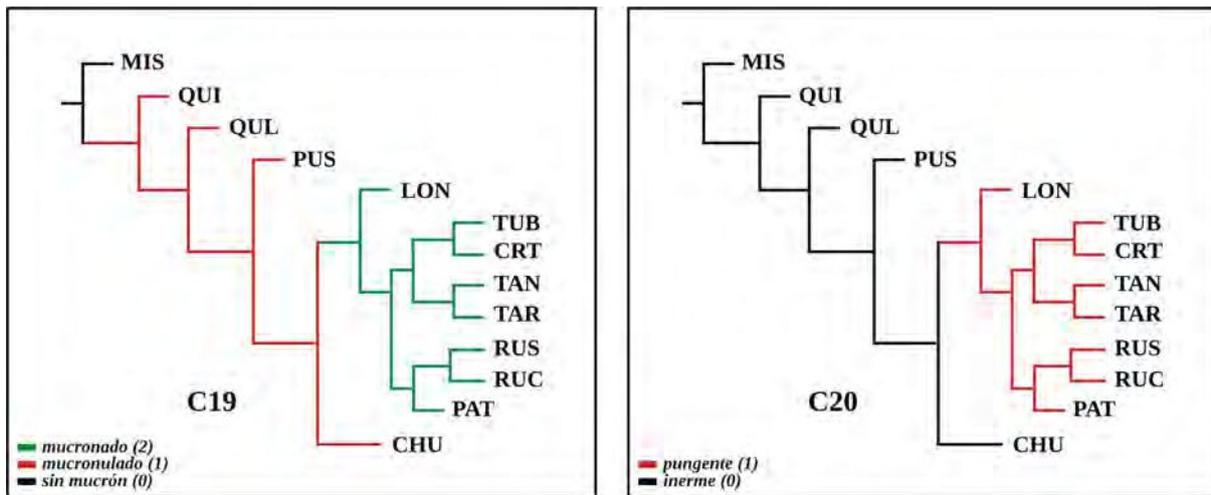


Figura 8.12 Evolución de los caracteres. [C19] tipo de mucrón de las hojas. [C20] tipo de ápice de la lámina foliar.

Además, las hojas amarillentas en material herborizado [c21₍₁₎] constituyen una sinapomorfía del género con excepción de *A. tandilensis* y *A. chubutensis* en las que éstas suelen ser oscuras cuando secas y más o menos discoloras respecto de la venación (figura 8.13, C21). El carácter si bien pareciera irrelevante por ser resultado del proceso de herborización, probablemente constituya un indicador de la presencia en estas plantas de algún metabolito en particular y por esta razón es considerado en el análisis. En algunos ejemplares de *A. ruscifolia* restringidos a la localidad de Calingasta en San Juan también ocurre esto, aunque no constituye en ellos un patrón. Se planea profundizar el estudio de este fenómeno en estudios futuros.

Por otra parte, las hojas en *A. pusilla*, *A. chubutensis* y *A. ruscifolia* var. *crassifolia*, son hifódromas, es decir sólo presentan una vena central visible en la cara abaxial (figura 8.13, C22). El estado es plesiomórfico aunque en algunos ejemplares de *A. chubutensis* y *A.*

ruscifolia var. *crassifolia* se observa un par de venas laterales que sólo es distinguible en el material diafanizado, probablemente a causa del engrosamiento del mesófilo.

El resto de las especies del género tienen tres venas principales [c22₍₁₎] lo que constituye una sinapomorfía en el grupo, salvo para *A. ruscifolia* var. *ruscifolia* donde existen entre 5-7 venas [c22₍₂₎], que recorren la hoja y a menudo convergen en su ápice (figura 8.13, C22), aunque en ocasiones el par más externo se “diluye” en el mesófilo o es libre en el margen.

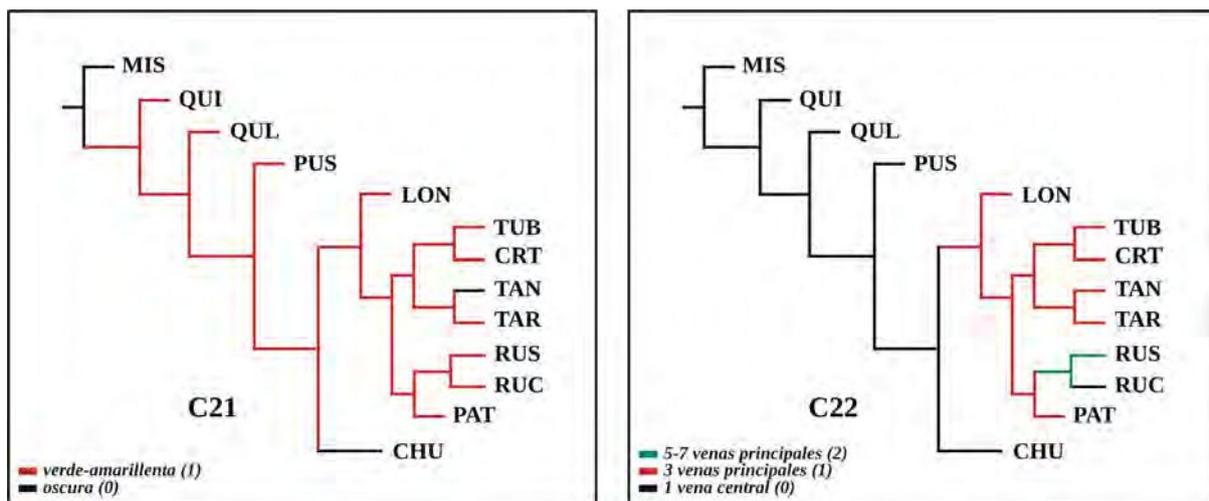


Figura 8.13 Evolución de los caracteres. [C21] coloración de la hoja. [C22] cantidad de venas a simple vista.

En *A. pusilla* y *A. longifolia* las venas son inconspicuas [c23₍₀₎] en el envés tal como sucede en *Quinchamalium* y *Misodendrum*. En las especies restantes las venas son prominentes [c23₍₁₎], aunque en *A. chubutensis*, *A. ruscifolia* var. *crassifolia* y en las variedades de *A. tandilensis* sólo es prominente la central [c23₍₂₎]. El carácter constituye un paralelismo (figura 8.14, C23).

Por su parte, las hojas glabras son plesiomórficas [c24₍₀₎] y si bien la presencia de indumento [c24₍₁₎] es una novedad para las poblaciones que dan origen a *A. longifolia* y al resto de las especies del clado, *A. tuberosa* y *A. critpica* son particularmente tomentosas [c24₍₂₎], mientras que en *A. pusilla*, en *A. patagonica* y en ambas variedades de *A. ruscifolia* se manifiesta una reversión que explica la ausencia de indumento en sus hojas (figura 8.14, C24). De igual manera, todas las especies de *Arjona*, con excepción de *A. pusilla* presentan proyecciones epidérmicas cónicas en la cara adaxial de las hojas y en su margen [c25₍₁₎]. El carácter constituye una sinapomorfía para estas especies (figura 8.15, C25).

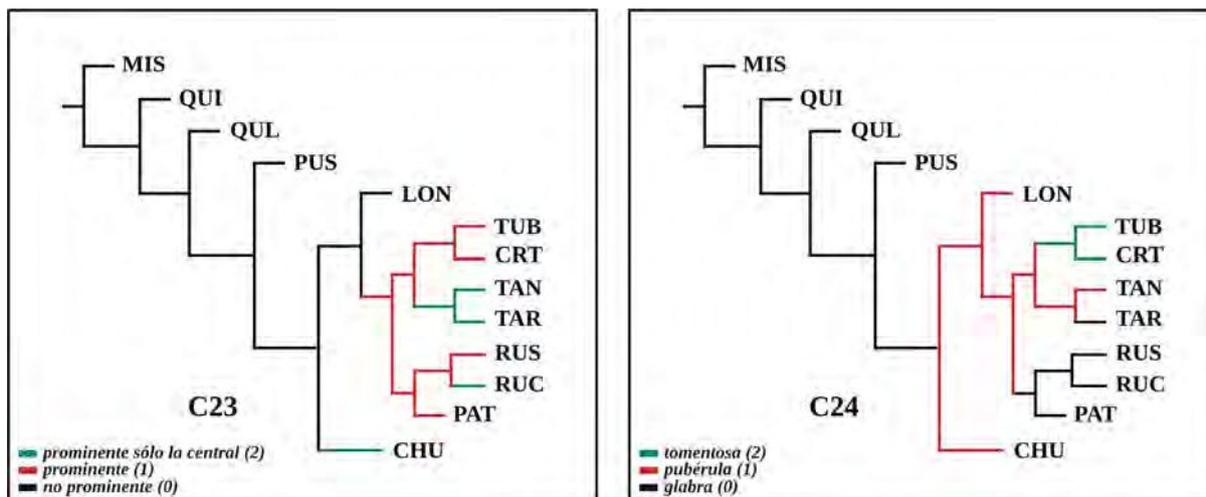


Figura 8.14 Evolución de los caracteres. [C23] notoriedad de las venas foliares. [C24] pubescencia de las hojas.

Las inflorescencias en *Arjona* son corimbiformes [c26₍₃₎] y este carácter, que pareciera derivar de las inflorescencias umbeliformes [c26₍₁₎] que se presentan en *Quinchamalium*, constituye una sinapomorfía para la totalidad de especies de *Arjona*, salvo para *A. pusilla* cuyas flores están agrupadas en racimos breves [c26₍₂₎]. Según el cladograma, el carácter parece haber derivado de las flores de *Misodendrum* que se agrupan en glomérulos (figura 8.15, C26). En *A. pusilla*, además, las inflorescencias son paucifloras [c27₍₁₎] y este carácter resulta autapomórfico (figura 8.16, C27).

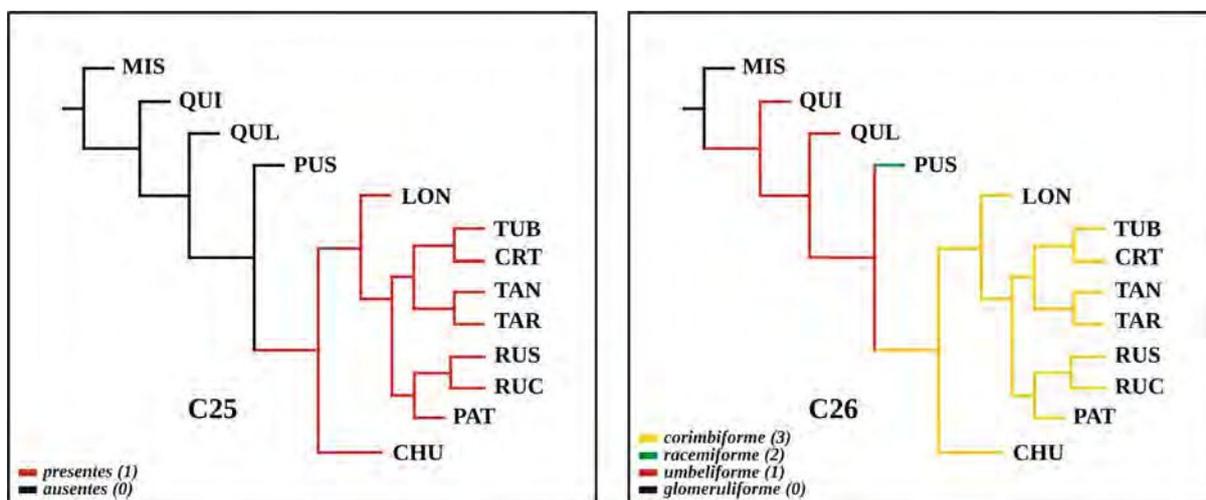


Figura 8.15 Evolución de los caracteres. [C25] proyecciones epidérmicas. [C26] tipo de inflorescencia.

La presencia de brácteas ovadas [c28₍₀₎] en el género es un carácter que vincula la filogenia de *A. pusilla* y de *A. chubutensis* con los grupos hermanos del género, mientras que para el resto

de las especies de *Arjona* las brácteas ovado-lanceoladas [c28₍₁₎] representan una novedad evolutiva (figura 8.16, C28).

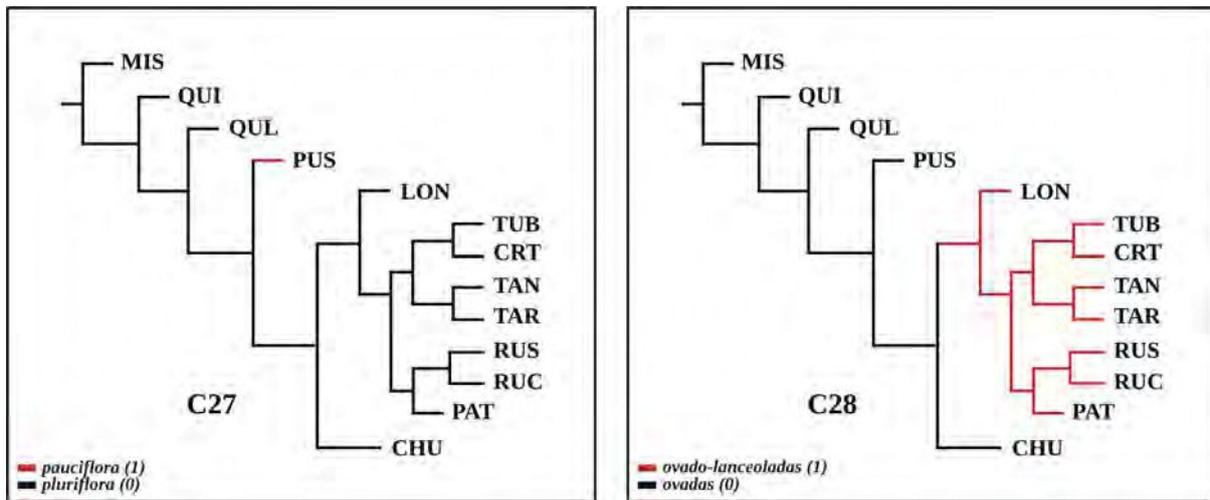


Figura 8.16 Evolución de los caracteres. [C27] cantidad de flores. [C28] forma de las brácteas.

Asimismo, en *Misodendrum* sólo existe una bráctea [c29₍₀₎] que subtiende las inflorescencias, en *Quinchamalium* las brácteas están fusionadas [c29₍₂₎] formando una urceola, mientras que la novedad evolutiva, en *Arjona*, son las tres brácteas libres [c29₍₁₎] que constituyen una sinapomorfía para el género (figura 8.17, C29). Las brácteas, además, en *A. pusilla*, *A. longifolia* y en *A. chubutensis* son apiculadas [c30₍₀₎], tal como ocurre en las especies de *Quinchamalium* (figura 8.17, C30).

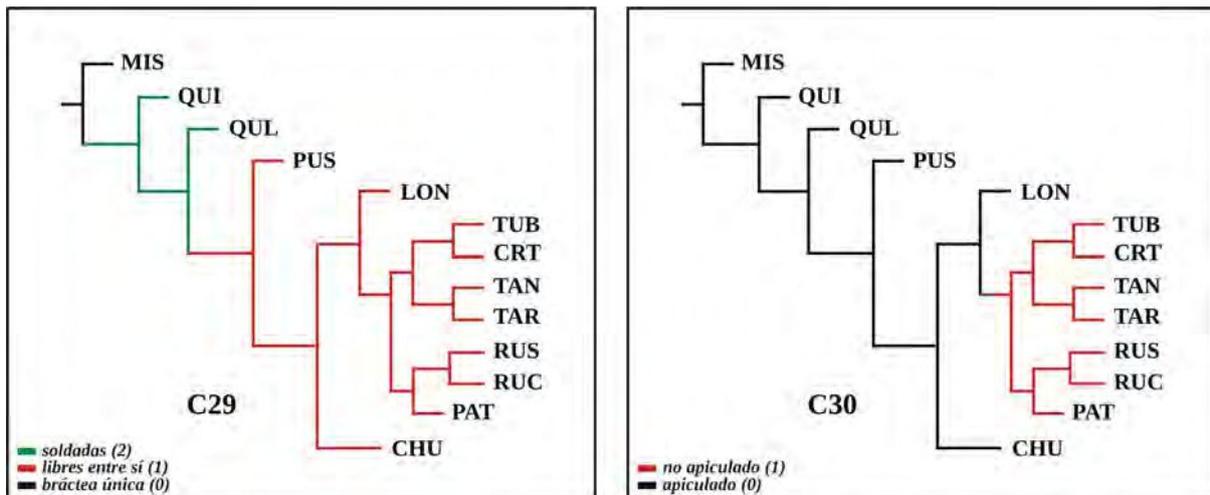


Figura 8.17 Evolución de los caracteres. [C29] grado de concrecencia de las brácteas. [C30] ápice de las brácteas.

En las especies mucronadas, el mucrón se prolonga en una arista [c31₍₂₎], con excepción de *A. tuberosa* y *A. tandilensis* var. *tandilensis*, en las que es tan solo un mucrónulo [c31₍₁₎]. Este último estado constituye un paralelismo (figura 8.18, C31). La brácteas son, a su vez, pubérulas [c32₍₁₎] en casi todas las especies de *Arjona*, con excepción de *A. tuberosa* y de *A. criptica*, donde son pubescentes [c31₍₂₎] y de *A. pusilla* y *A. chubutensis* que carecen de indumento [c32₍₀₎] tal como ocurre en las especies de *Quinchamalium* y *Misodendrum* que enraizan el cladograma (figura 8.18, C32). La evolución del carácter parece mostrar una tendencia a la presencia y abundancia del indumento.

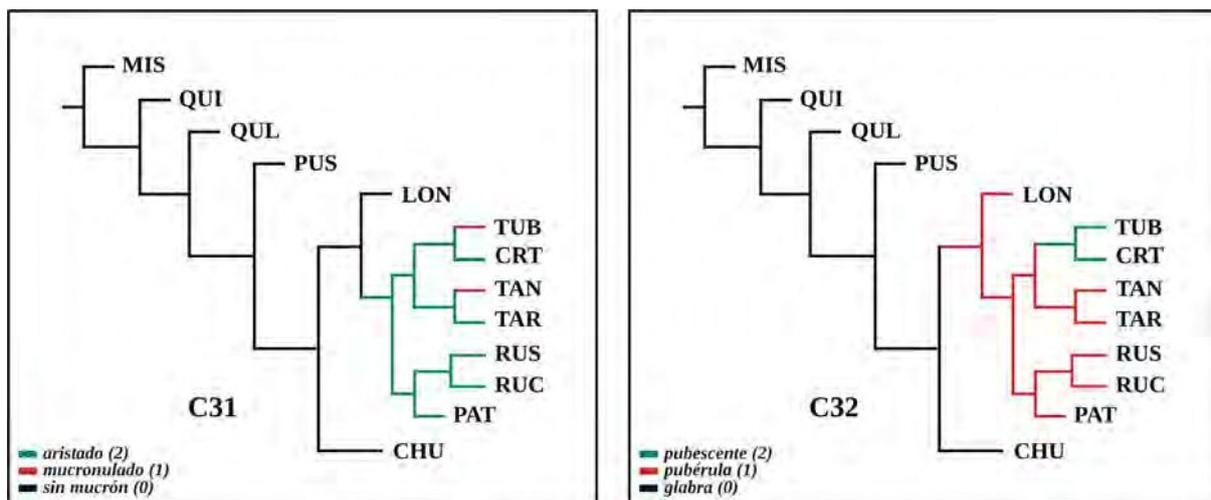


Figura 8.18 Evolución de los caracteres. [C31] tipo de mucrón en las brácteas. [C22] pubescencia de las brácteas.

Entre las sinapomorfías que sostienen la monofilia del género, la ausencia de quilla en los lóbulos de la corola [c33₍₂₎] constituye un carácter relevante por su valor diagnóstico respecto de las especies de *Quinchamalium* donde ésta es notoria [c33₍₁₎]. Las flores en *Misodendrum* carecen de perianto (figura 8.19, C33).

Los tricomas en la garganta de la corola [c34₍₁₎] también constituyen una sinapomorfia para el género *Arjona* (figura 8.19, C34). Este carácter podría estar relacionado con estrategias asociadas a la polinización, aunque se requieren de estudios para confirmarlo.

Por su parte, en todas las especies, salvo en el grupo externo (*Misodendrum*), los estambres son epipétalos [c35₍₁₎] y este carácter, que también es mencionado para *Schoepfia*, es una de las sinapomorfías que permiten convalidar la monofilia de la familia (figura 8.20, C35).

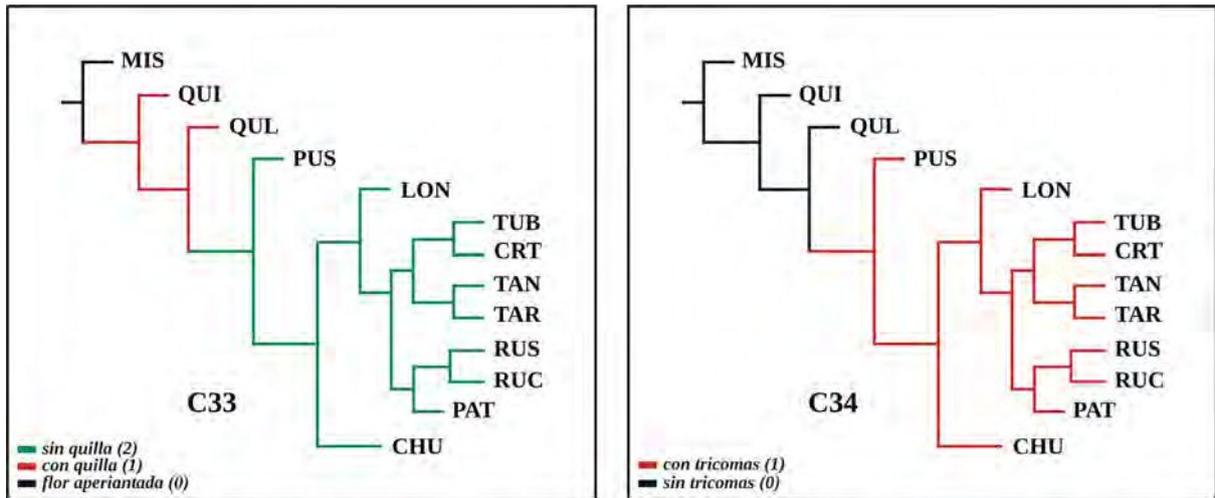


Figura 8.19 Evolución de los caracteres. [C33] quilla en los lóbulos del perianto. [C34] presencia de tricomas en la garganta de la corola.

Lo mismo ocurre en relación a la sexualidad de la flor y a la cantidad de estambres. Tanto en *Quinchamalium* como en *Arjona* las flores son hermafroditas [c36₍₁₎] (figura 8.20, C36) y presentan cinco estambres [c37₍₁₎] (figura 8.21, C37). Ambos caracteres son sinapomorfias que, además, revisten valor diagnóstico porque permiten diferenciar a Schoepfiaceae de la familia Misodendraceae, donde las flores son unisexuales y las masculinas presentan tan solo dos estambres.

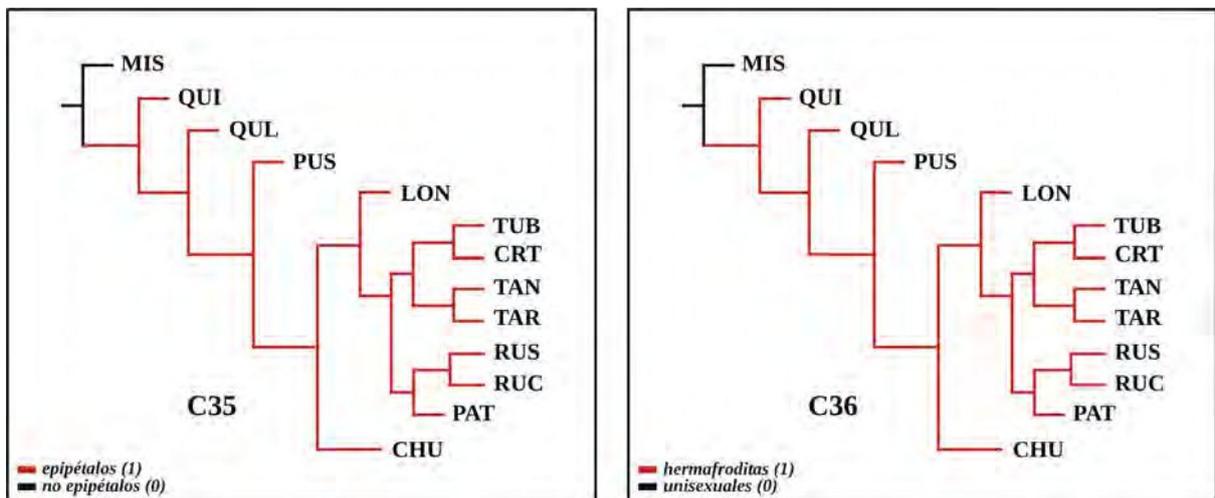


Figura 8.20 Evolución de los caracteres. [C35] tipo de estambres en relación a la corola. [C36] sexualidad de la flor.

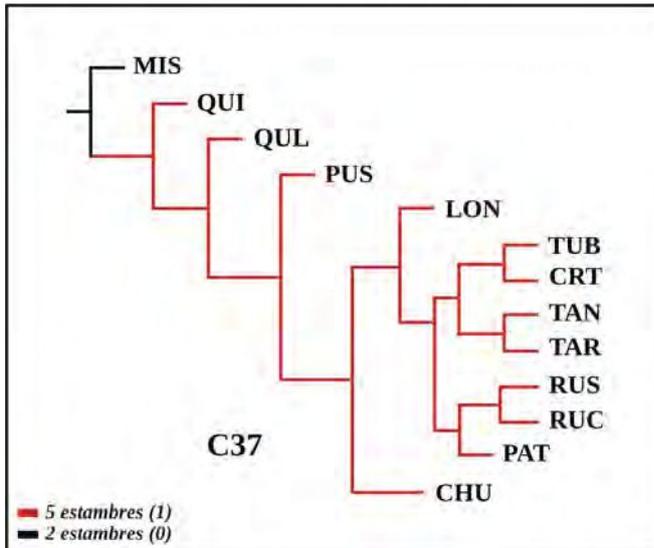


Figura 8.21 Evolución de los caracteres. [C37] número de estambres.

Algunas consideraciones

La evolución de los caracteres permite corroborar la pertenencia de los géneros *Arjona* y *Quinchamalium* a la familia Schoepfiaceae, quedando *Mison dendrum* como un grupo externo del que difieren por sinapomorfías como las flores hermafroditas con perianto homoclamídeo y los estambres epipétalos. Durante la posible radiación adaptativa acontecida en la familia, la divergencia entre las especies de *Quinchamalium* y de *Arjona* estuvo marcada por varias sinapomorfías entre las cuales la ausencia de quilla en los lóbulos de la corola, la presencia de tricomas en el interior del tubo de la corola a la altura de la garganta y por detrás de los estambres, y las brácteas libres, constituyen evidencia de la monofilia de *Arjona*.

La diversidad de estados en los caracteres permite reconocer tanto su valor diagnóstico a nivel de género y de especie como la importancia que algunos revisten en la filogenia del género, ya que las relaciones ancestro-descendiente que pueden inferirse de su condición de homología, garantizan que la sucesión de estados pueda ser interpretada como evidencia del proceso de especiación y de divergencia morfológica que pudo haber acontecido en el género.

Si en ese proceso pudieran reconocerse tendencias filogenéticas explícitas en el cladograma, entonces podría considerarse la diferenciación de categorías infraespecíficas en tanto éstas

consoliden grupos monofiléticos sustentados por sinapomorfías. No obstante, las secciones *Psilarjona* y *Xylarjona* propuestas por Pilger (1906) resultan irrelevantes ya que la decisión taxonómica de incluir bajo la sinonimia de *A. pusilla* a *A. glaberrima* y a *A. ameghinoi* y de reconocer a *A. schumanianna* como sinónimo de *A. longifolia*, convierte a ambas secciones en monotípicas y por tanto sostenerlas como categoría infragenérica no reviste importancia en términos filogenéticos. Además, la filogenia del género demuestra que la sección *Euarjona*, que reuniría a las especies restantes, es polifilética. Teniendo en cuenta estas evidencias, la definición de categorías infragenéricas para el género *Arjona* carece de sentido.

Aun cuando los resultados obtenidos por métodos multivariados, que fueron discutidos en el capítulo anterior, no son estrictamente compatibles con la topología del cladograma y estas incongruencias dan cuenta de contradicciones metodológicas y epistemológicas, existe cierta complementariedad ya que la similitud morfológica que pueda existir entre los ejemplares y que podrían justificar su inclusión bajo una especie determinada, es confirmada cuando en la conformación de esos grupos puede reconocerse una historia compartida.

Si bien la expresión de la información genética en el fenotipo permite inferir una historia en común para las especies que conforman el género, bajo el supuesto de homología, el uso de moléculas ha ido ganando en las últimas décadas una centralidad en el trabajo taxonómico sobre la base de que estos caracteres permiten prescindir de la distorsión atribuible a la expresión a nivel morfológico y a la ambigüedad que la influencia del ambiente podría introducir.

Teniendo en cuenta la presunción anterior Vidal-Rusell (2019) ha utilizado marcadores de ADN cloroplástico (espaciador entre genes *atpB* y *rbcL* y la región *trnL-trnF* que incluye el intrón) para la obtención de una hipótesis filogenética para el género utilizando criterios de máxima probabilidad (Stamatakis 2014) e inferencia Bayesiana (Huelsenbeck y Ronquist 2001; Ronquist y Huelsenbeck, 2003).

En la discusión de los resultados obtenidos, la autora destaca la existencia de haplotipos que son compartidos por individuos de especies diferentes como *A. tuberosa*, *A. patagonica*, *A. longifolia* y algunos individuos de *A. pusilla* que provienen del sur de Chile. Si bien las

filogenias obtenidas para el gen *atpB-rbcL* y para *trnL-F* parecieran ser similares, tampoco son congruentes entre sí ni con la filogenia obtenida en base a ADN nuclear.

Teniendo en cuenta que son varios los ejemplares que aparecen formando politomías en la columna vertebral del cladograma, en el artículo se concluye que “ninguna de las especies forman grupos monofiléticos” (Vidal-Rusell, 2019: 594) y en consecuencia se atribuyen los agrupamientos a variaciones asociadas al ambiente, lo que implicaría que los individuos “pueden adaptarse de manera diferente en diferentes ambientes, dando lugar a variedades o ecotipos que son genéticamente distintos” (Vidal-Rusell, 2019: 596).

Si bien el artículo es sumamente descriptivo respecto de la ubicación de los individuos en cada uno de los clados que estos conforman, algunos aspectos de carácter epistemológico condicionan los resultados. Por una parte, muchos de los ejemplares que se incluyen en el análisis, y a partir de los que se ha realizado la extracción de ADN, se encuentran mal rotulados en los herbarios de referencia (que fueron consultados en este trabajo), quizás porque para su determinación se utiliza la clave dicotómica publicada por Dawson (1944) que para algunas especies resulta ambigua. De esta manera, existen ejemplares que son atribuidos a *A. patagonica* cuando en realidad se corresponden con *A. ruscifolia*. El problema origina una paradoja metódica que impacta inevitablemente en los resultados.

Por otra parte, la afirmación de que las especies no son monofiléticas constituye un dilema conceptual porque la monofilia es un concepto que debe ser aplicado estrictamente a taxa supraespecíficos, ya que la variabilidad que pueda existir entre los individuos de las poblaciones de una especie, entendida como unidades evolutivas (Folguera y Lipko, 2007), es parte del *pool* génico y de la norma de reacción de esas poblaciones.

Esa variabilidad es la que podría garantizar, en caso de que existiese cladogénesis, la adquisición de rasgos que podrían constituir novedades evolutivas en las nuevas poblaciones si esos rasgos fuesen ventajosos y en ese caso seleccionados. En ese proceso no siempre los individuos pueden ser adjudicados taxativamente a una u otra especie debido a que las barreras que las separan no siempre resultan infranqueables y por lo tanto suelen aparecer

mosaicos de caracteres que dan cuenta de procesos de estasis o de especiación en los que aun no se han consolidado las barreras genéticas de aislamiento que impedirían el flujo génico.

De igual forma, el concepto de variación local y de un genoma distintivo que converge en la identificación de ecotipos como respuesta a las condiciones del ambiente es un error que se inscribe en el tan extendido programa adaptacionista y que ha sido ampliamente discutido y saldado por autores como Gould y Lewontin (1979), ya que la adaptación, a diferencia del modo en que es entendida a partir de la tesis darwiniana (Darwin, 1872), no constituye una respuesta al ambiente y a los cambios que puedan operar en él, sino que es el resultado del azar y de los mecanismos evolutivos (Ayala, 1979). Esto implicaría que son los cambios en el genoma los que permiten que la selección natural, en determinados ambientes, puedan conservar o no ciertos alelos, “desechando” otros por acción de la selección negativa, proceso en el que no sólo se consolidan ciertos genotipos, sino se gestan las bases de los procesos de especiación.

Al margen de estas consideraciones, sustentar la existencia o no de una especie, en atención a la filogenia que pueda reconstruirse en base a los resultados de la secuencia de un gen o de un conjunto de éstos también resulta ambiguo ya que la posibilidad de que existan genes parálogos (Greer *et al.*, 2000) y el impacto que estos tienen en los procesos adaptativos (Zardoya *et al.*, 2017) profundizan las encrucijadas inmanentes al trabajo taxonómico.

No obstante, los resultados de ese trabajo y las contradicciones que muestran en relación a las decisiones taxonómicas que se toman en esta tesis y a los resultados de la filogenia que se discute en este capítulo, imponen la necesidad de continuar profundizando en el estudio de *Arjona*. Fundamentalmente, en cómo las relaciones tocogenéticas podrían contribuir a la comprensión de los procesos microevolutivos que operan en la frontera con la macroevolución, sin que la interpretación de los datos eluda los emergentes filosóficos, metodológicos y epistemológicos sin los que éstos constituirían tan sólo interpretaciones acríticas.

Biogeografía

Vida y tierra evolucionan juntas. La frase que constituye parte del legado de León Croizat, uno de los biogeógrafos más relevantes del siglo XX, se ha convertido en una de las sentencias que revolucionó el sentido de la biología evolutiva. De esta manera el objetivo de las clasificaciones no debería circunscribirse, únicamente, al ordenamiento de la biodiversidad en categorías estancas dentro de un sistema jerárquico, sino a encontrar y reflejar, en esas clasificaciones, la historia que ha delineado los procesos de especiación y la historia de las áreas en las que esas especies actualmente distribuyen.

En la comprensión de los procesos de especiación que han sido la causa de la diversidad de especies y de la radiación adaptativa, entonces, otras dos variables son importantes. Por una parte la variable tiempo, que aporta una perspectiva histórica que posibilita remontarse al pasado para rastrear la historia que explica la existencia de ciertas especies y de aquellos caracteres que han sido relevantes en los procesos de especiación, mientras que la otra variable, el espacio, aportaría el contexto en el que ocurren esos procesos y, en consecuencia, los caracteriza. Conjugar ambos enfoques si bien resulta más complejo, en el plano interpretativo, contribuye a comprender la historicidad implícita en los patrones que hoy conforman la estructura de las clasificaciones.

El tiempo como dimensión implícita e ineludible del enfoque evolutivo no sólo garantiza el enfoque gradualista de los procesos (Gonzales Figueroa y Gonzales Molfino, 2020) sino también la posibilidad de interpretar aquellos cambios drásticos asociados a la cladogénesis que pudieran estar relacionados con eventos acontecidos en un área particular y en un tiempo geológico determinado. Esto permitiría aportar las causas históricas que podrían explicar las evidencias actuales.

Discernir si los procesos de divergencia que dieron origen a diferentes especies (cladogénesis) pudieron estar relacionados con una especiación simpátrida o alopátrida, o si por el contrario, la evidencia de distribución disyunta pudiera estar o no relacionada o con un proceso de

especiación vicariante inconcluso, con una estasis en las poblaciones que ocurren a ambos lados de una barrera o simplemente con eventos de dispersión, es posible cuando se conjuga en el análisis de la evidencia, la perspectiva histórica. A partir de estas consideraciones, entonces, es posible interpretar la distribución actual de *Arjona*, tanto desde un enfoque ecológico como histórico siempre que sea posible conectar esos eventos con la diversidad de especies existentes y con su distribución actual.

Este propósito resulta relevante porque, si bien existen algunos datos publicados en las floras y revisiones respecto de la distribución de algunas especies de *Arjona* (Dawson, 1967, 1984; Kiesling, 1994; Zuloaga *et al.*, 2008) e incluso inferencias relacionadas con aspectos adaptativos en relación a las condiciones ecológicas de las localidades en las que éstas ocurren, no se han postulado hipótesis que relacionen la filogenia del género, y por tanto los procesos de especiación acontecidos en el grupo, con las áreas en que estas especies distribuyen.

Materiales y Métodos

La información para la delimitación de las áreas de distribución en cada una de las especies, se obtuvo, fundamentalmente, a partir de las etiquetas de los ejemplares de herbario consultados. Los datos de georreferenciación se utilizaron para obtener las ubicaciones exhaustivas, mientras que los ejemplares que carecían de este tipo de información se mapearon referenciando la localidad consignada en las etiquetas y complementando esa aproximación con datos de la topología o comentarios incidentales, pero considerando que un eventual error de mapeo terminaría absorbido por la escala del mapa. Debido a que la información existente en las floras resulta imprecisa en lo que respecta a las localidades de los ejemplares que fueron revisados para su realización y que no siempre se pudo corroborar la identidad de los mismos, estos datos se excluyeron en la confección de los mapas.

En todos los casos la georreferenciación se realizó utilizando Google Earth Pro 7.3.4.8248 desarrollado por Google LLC (2020) y una vez mapeados los puntos se exportaron en archivos de salida kmz confeccionados de manera individual para cada una de las especies. Los archivos fueron recuperados en el programa QGIS 3.18 (QGIS.org, 2021) a fin de generar

mapas de distribución de cada uno de los taxa, utilizando diversas capas vectorizadas y rasterizadas (dependiendo de la información que aporta cada una), entre las que se encuentran aquellas que representan el contorno de América del Sur, los límites entre países y provincias, el relieve, los cursos de ríos y cuencas hídricas, entre otras.

En la elección de las áreas de endemismo que fueron utilizadas como unidades de análisis en los métodos biogeográficos, se partió de la premisa de que éstas deben caracterizarse por mostrar una distribución congruente entre dos o más especies, aun cuando la congruencia no exija como condición suficiente la superposición completa de los límites de las diferentes áreas de distribución, aunque sí una simpatría relativamente extensa (Platnick, 1991) como condición necesaria.

Las áreas de endemismo (figura 9.1) consideradas en esta tesis son las subregiones Paranaense, Chaqueña, Transicional, Chile Central, Subantártica y Patagónica que fueron propuestas por Morrone (2001a, 2004, 2014, 2015).

La Subregión **Paranaense** (figura 9.1) comprende el noreste de Argentina, el este de Paraguay, el extremo sur de Brasil (al oeste de la Serra do Mar y hacia el centro de Rio Grande do Sul) y el este del Brasil, entre los 7 y 32° de latitud sur.

La Subregión **Chaqueña** (figura 9.1) ocupa, en el área que coincide con la distribución del género *Arjona*, el norte y centro de la Argentina que reúne a la provincia biogeográfica del Chaco, coincidente con la delimitación de Cabrera y Willink (1973), y que comprende a las provincias de Formosa, Chaco, el este de Salta, de Jujuy, Tucumán y Catamarca, el oeste de Corrientes, penetrando en el norte de Córdoba, y parte de Santa Fe hasta La Rioja y San Luis, así como la provincia de La Pampa que se extiende desde el centro oeste de la Argentina entre los 30 y 39° de latitud sur y el sur de Rio Grande do Sul hasta Uruguay. No obstante, la distinción entre las provincias biogeográficas que comprende la subregión no se consideró en los análisis, por carecer de sentido biogeográfico en relación a los puntos de distribución de las especies del género, aunque sí se hace mención de los dominios a fin de explicar distribuciones puntuales en algunas especies.



Figura 9.1 Áreas de endemismo consideradas en el análisis biogeográfico.

Por su parte, la Subregión **Transicional** (figura 9.1) se extiende a lo largo de la cordillera de los Andes entre el oeste de Venezuela y el norte de Chile hacia el norte, y el centro oeste de la Argentina (Morrone, 2004) que incluye provincias que fueron asignadas con anterioridad a las regiones Neotropical y a la Andina (Morrone, 2002). Actualmente, y debido a la naturaleza compuesta del área (Katinas *et al.*, 1999), ésta se considera una zona de transición con seis provincias de las cuales sólo se incluirán, considerando la distribución de las especies de *Arjona*, a la Prepuna, en el centro y noroeste de la Argentina, y al Monte, en el centro de la Argentina entre los 24 y 43° de latitud sur (Morrone, 2004) aunque éstas no se detallan en el análisis.

La Subregión de **Chile Central** (figura 9.1), por su parte, se extiende por el centro de Chile, entre los 30° y 34° de latitud sur y según Morrone (2015) comprende dos provincias: Coquimbo en el centro norte de Chile, entre los 28° y 32° de latitud sur, y Santiago, en el centro sur de Chile, entre los 32° y 36° de latitud sur.

Por su parte, la Subregión **Subantártica** (figura 9.1) se extiende por los Andes australes, desde los 36° de latitud sur hasta el Cabo de Hornos, incluyendo el archipiélago del sur de Chile y de Argentina hasta el oeste de Valparaíso, a los 33° de latitud sur. En esta tesis se consideran únicamente las provincias biogeográficas del Maule (entre los 36° y 39° de latitud sur), el bosque Valdiviano (al sur de la provincia del Maule, alcanzando los 47° de latitud sur), el bosque Magallánico (en el sur de Chile, desde los 47° de latitud sur hasta el Cabo de Hornos y el sur de la Argentina en pequeñas partes del oeste de Santa Cruz y Tierra del Fuego), así como el Páramo Magallánico (en el sur de Chile y Argentina, desde el Golfo de Penas, a los 48° de latitud sur, hasta el Cabo de Hornos, limitando al oeste con el Bosque Magallánico).

Finalmente, la Subregión **Patagónica** (figura 9.1) se extiende en el sur de la Argentina, y alcanza, en Chile, algunas zonas de Aisén y Magallanes, comprendiendo las provincias de la Patagonia Central (en el sur de Argentina y Chile) y de la Patagonia Subandina (en el sudoeste de Argentina, extendiéndose en una franja que se estrecha a lo largo de los Andes australes, al sur de los 51° de latitud sur).

Para el procesamiento de la información, se utilizaron tres métodos de la Biogeografía histórica: Panbiogeografía, DIVA (Análisis de Dispersión - Vicarianza) y el Método de Áreas ancestrales. La Panbiogeografía, originalmente propuesta por Croizat (1952, 1958, 1964) enfatiza en el rol de los registros locales en la historia de la vida, convalidando la relevancia del contexto geográfico en la comprensión de la evolución biológica a partir de tres conceptos: los trazos individuales, los trazos generalizados y los nodos (Craw, 1988; Page, 1987; Craw y Page, 1988; Crisci y Morrone, 1992; Morrone y Crisci, 1995). En esta tesis fue utilizada con el propósito de reconocer y caracterizar la topología que conforma los nexos que puedan establecerse entre las localidades en las que ocurren los individuos de las especies taxonómicas definidas para el género.

En este sentido es importante remarcar que los trazos individuales representan nexos entre las coordenadas del taxón en el espacio, es decir, el área en el que ha evolucionado o en la que distribuye actualmente. Desde el punto de vista operativo, el trazo consiste en una línea que conecta -en un mapa- a las localidades donde ocurre un taxón de acuerdo a su proximidad geográfica (Crisci *et al.*, 2000, 2003) uniendo cada una de ellas por la distancia más corta.

La superposición de varios trazos individuales compatibles o congruentes permiten obtener uno o varios trazos generalizados a los que Grehan (1988a, b) califica como una homología geográfica y que en términos interpretativos representa a una biota ancestral fragmentada por eventos físicos o geológicos, mientras que aquellas áreas en las que se superponen dos o más trazos generalizados se consideran nodos y representan áreas complejas en las que confluyen diferentes biotas ancestrales que se relacionan en el espacio-tiempo.

Por su parte, el Análisis de Dispersión – Vicarianza (DIVA) permite reconocer procesos que vinculan la dinámica y la historia evolutiva (árbol filogenético o cladograma) de las poblaciones de un grupo con su distribución espacial (Zink *et al.*, 2000; Sanmartín *et al.*, 2001). De esta manera eventos como la dispersión, extinción, duplicación y la vicarianza pueden ser identificados, asignándoles valores de costo-beneficio de modo tal que las inferencias contemplen la información filogenética en un modelo que aplica el criterio de máximo beneficio y mínimo costo con respecto a todos o sólo a algunos de estos procesos (Crisci *et al.*, 2000, 2003).

Así, el DIVA asume que las distribuciones de las especies y de sus ancestros pueden ser descritas en los términos de un conjunto de unidades de área, reconstruyendo los rangos de distribución de la especie ancestral en cada uno de los nodos internos de los cladogramas. Esto es posible a partir de un set de reglas de optimización y de costos para eventos de dispersión y extinción (Crisci *et al.*, 2000, 2003) asumiendo que el nodo ancestral no puede contener un área que no esté ocupada por alguno de sus descendientes y que al menos debe contener un área de la distribución de cada uno de los nodos de los descendientes.

La matriz de costos es tridimensional y las premisas para su construcción son que los eventos de vicarianza y de duplicación tienen un costo nulo (igual a cero), mientras que los eventos de

dispersión reciben costo uno (1) por cada unidad de área que se agrega a la distribución, así como los eventos de extinción, reciben costo uno (1). Bajo esas premisas se explican las distribuciones sobre el cladograma de áreas, asignándoles los costos mencionados para cada evento de tal forma que estas explicaciones impliquen el menor costo posible (Crisci *et al.*, 2000).

Para el análisis DIVA se partió del cladograma obtenido para el género *Arjona*, sustituyendo los taxa terminales por las respectivas áreas de endemismo que ocupa cada especie, a fin de obtener un cladograma de áreas que fue procesado utilizando el programa DIVA1.1 (Ronquist, 1996).

Siendo que la utilización de las categorías de provincias resultan complejas e irrelevantes para este análisis, se consideran en la definición de las áreas solamente las subregiones, consignando la presencia/ausencia de cada una de las especies. La distinción en dominios dentro de la Subregión Chaqueña es relevante con el propósito de considerar de manera diferencial a los ejemplares distribuidos en cercanías de Rio Grande do Sul, Brasil respecto de los que distribuyen en las inmediaciones de la cordillera andina.

Por su parte, y como complemento de los resultados obtenidos por los métodos anteriores, se trabajó en la determinación de las Áreas ancestrales aplicando el método propuesto por Bremer (1992, 1995) con el fin de establecer la probabilidad relativa de que determinadas áreas (previamente definidas y que coinciden con las utilizadas en el DIVA) sean parte del área ancestral del género *Arjona*. El análisis considera la topología del cladograma de áreas obtenido para el género, aplicando la parsimonia de Camin & Sokal (Camin y Sokal, 1965).

El método sostiene dos postulados. Por una parte que las áreas ancestrales podrían coincidir con aquellas que son topológicamente más plesiomórficas en el cladograma de un grupo en particular. Esto significa que aquellas que están presentes en las ramas más profundas, en la base del cladograma, tienen mayor probabilidad de ser parte del área ancestral respecto de aquellas áreas que posicionalmente son más apomórficas. A su vez, las áreas representadas en numerosas ramas del cladograma tienen mayor probabilidad de ser parte del área ancestral respecto de aquellas distribuciones que aparecen en pocas ramas.

A partir del cladograma del grupo en estudio obtenido en el análisis cladístico, se asignó para cada terminal el/las áreas de endemismo que coincidieron con la distribución geográfica de las especies de *Arjona*, *Quinchamalium* y *Misodendrum*. Todas las áreas ausentes se consideraron como pérdidas (L) mientras que las áreas presentes fueron entendidas como ganancias (G).

Con el número obtenido de ganancias (G) y pérdidas (L) para cada área se confeccionó una tabla y se calculó el cociente G/L para cada una de estas. Los valores obtenidos se analizaron considerando la probabilidad relativa de que las áreas individuales pudieran haber sido parte del área ancestral. Esa probabilidad aumentaría en la medida en que el valor del cociente resultara más alto.

Resultados y Discusión

Análisis de los patrones ecológicos de distribución

El género *Arjona* está restringido al sur de América del Sur (figura 9.2). En Argentina su distribución se extiende desde el noreste de la provincia de Catamarca hasta la patagonia austral en Tierra del Fuego, incluyendo parte de la estepa patagónica y las provincias de Buenos Aires y Córdoba, en particular en los sistemas serranos y zonas adyacentes, mientras que en Chile se extiende desde el estrecho de Magallanes en el sur hasta la IV Región en localidades cercanas a la Serena.

Existen, no obstante, registros aislados que ubican a algunas especies del género en el sur de Perú, en Bolivia y en localidades de Rio Grande do Sul en Brasil y, probablemente, de Uruguay, aunque respecto a esta última el dato resulta ambiguo.

Algunos factores ambientales (incluidas las interacciones biológicas) han sido relevantes en la búsqueda de explicaciones a la distribución actual de los seres vivos (Ruggiero, 2001) desde la biogeografía ecológica, porque la combinación de éstos constituyen un indicador de la diversidad de variables que es posible considerar en relación con la exclusividad del nicho como criterio de pertenencia o no de un individuo a una u otra especie (Stamos, 2003) y a una región determinada.

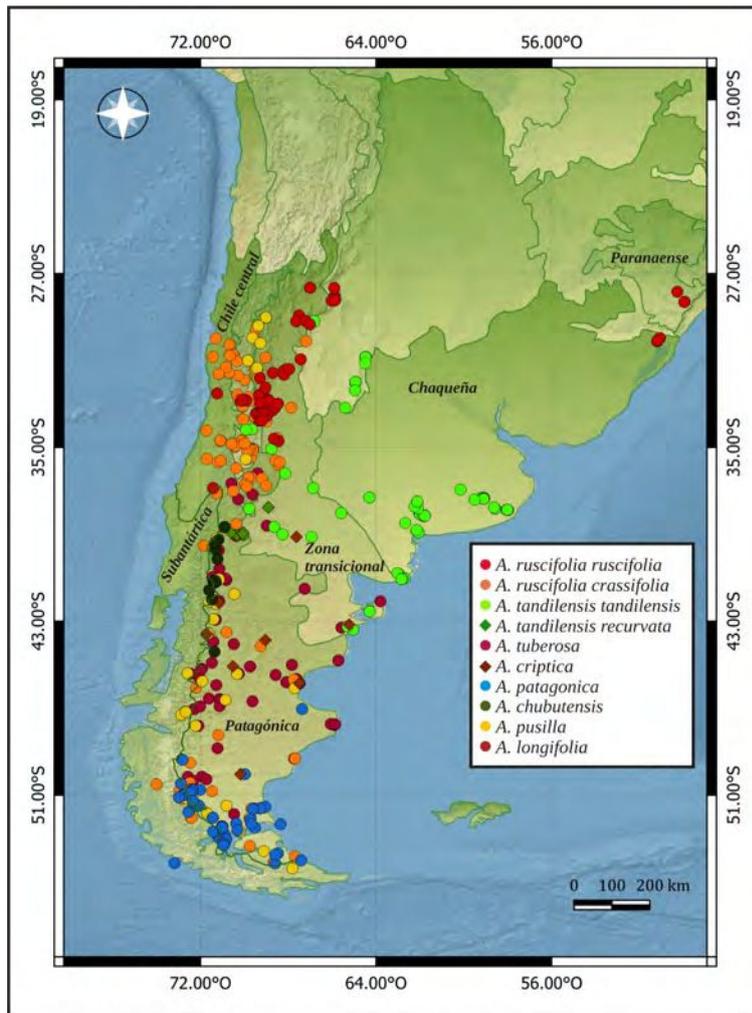


Figura 9.2 Distribución de las especies del género *Arjona* en el sur de América del Sur.

El supuesto central de esta perspectiva está referida a la dualidad genotipo-fenotipo (Andrade, 2006) que -por otra parte- representa un marco teórico desde donde es posible sostener que la expresión de la información contenida en el genoma es mediada por la influencia de las condiciones ambientales.

Los patrones de la distribución geográfica del género en la actualidad permiten imaginar la amplitud y diversidad de condiciones ambientales que imperan en las diferentes localidades en las que distribuyen cada una de las especies. La temperatura, humedad, pluviosidad, tipo de suelo, son algunas de ellas.

También la altitud es un factor central, pudiendo encontrarse ejemplares que ocurren en altitudes que superan los 4000 msnm, en los picos cordilleranos, hasta ejemplares colectados entre los 500 msnm en la cordillera insular e incluso al nivel del mar en la patagonia argentina, específicamente en Puerto San Julián en la provincia de Santa Cruz. La mayoría de las colectas, no obstante, superan los 1500 msnm. En relación a la altitud existe entonces una diversidad de ambientes donde estas especies pueden encontrarse que van desde la prepuna hasta los bosques andino-patagónicos, la estepa patagónica, el espinal, el chaco, los pastizales y los sistemas serranos de las provincias de Córdoba y Buenos Aires.

En términos generales, aquellos ejemplares -más allá de la especie a la que pertenecen- que se distribuyen en el extremo sur del continente, presentan menor altura y un porte más compacto que los que pueden encontrarse en provincias como Mendoza y San Juan, aunque la altura de la planta pareciera también disminuir con la altitud, encontrándose individuos de menor tamaño y algo achaparrados en localidades cercanas a los 3000 msnm.

Entre las especies de *Arjona*, una de las que conforma la columna vertebral del área de distribución del género a lo largo del eje de la cordillera (figura 9.2) es *A. pusilla* que se extiende desde el sur de Perú, en algunas localidades aisladas, hasta la patagonia en Santa Cruz y Tierra del Fuego, en la Argentina, y la Región de Magallanes, en Chile. En Neuquén, Río Negro y Chubut se observa una concentración en la distribución de individuos que conforman las poblaciones de *A. chubutensis*, una especie que se ubica en la base del clado y que puede distinguirse por algunas autapomorfías aunque no pueda establecerse una correlación explícita entre éstas y las condiciones ambientales de las localidades en las que ocurre.

El área de distribución de *A. chubutensis* también es compartida con *A. tuberosa* que además se extiende hacia el norte de la provincia de Neuquén y hacia el sur hasta la isla de Tierra del Fuego en localidades que comprenden desde la precordillera hasta la costa atlántica de Chubut y Santa Cruz. Un aspecto interesante en el patrón de distribución es que los ejemplares descritos bajo *A. criptica* suelen solaparse con localidades en las que también distribuye *A. tuberosa* (figura 9.3), especie bajo la cual ha sido tradicionalmente confundida en los herbarios.

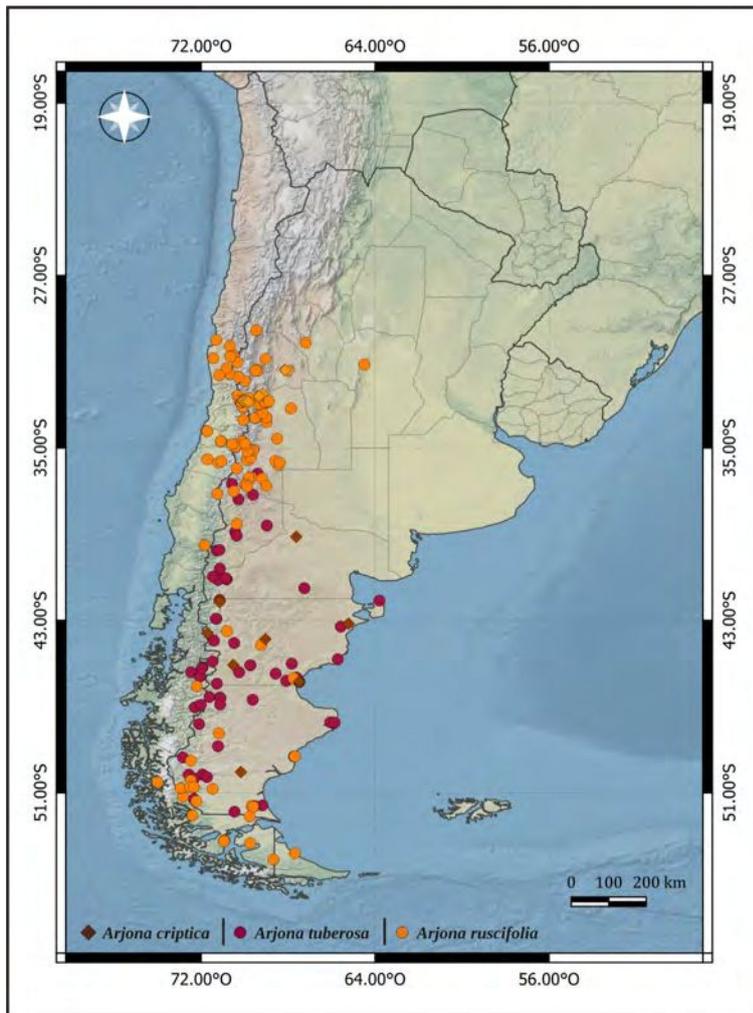


Figura 9.3 Mapa de distribución de *A. tuberosa*, *A. criptica* y *A. ruscifolia*.

Esta última aclaración es pertinente porque *A. criptica* también coincide, en algunas localidades, con *A. ruscifolia* (figura 9.3) especie con la que, de igual manera, comparte algunos rasgos morfológicos como el tipo de ramificación y la presencia ocasional de inflorescencias en el ápice de las ramas laterales.

Es llamativa la distribución tan marcada y casi excluyente entre *A. tuberosa* y *A. tandilensis*, ya que esta última ha sido considerada como una categoría infraespecífica de *A. tuberosa* con quien comparte algunas localidades, aunque su área de distribución se extiende, fundamentalmente, en el dominio Chaqueño (que comprende La Pampa y parte del Chaco), siendo frecuente sobretodo en los complejos serranos de Buenos Aires (Tandil, Ventania y Balcarce) y en las sierras de Córdoba (figura 9.4).

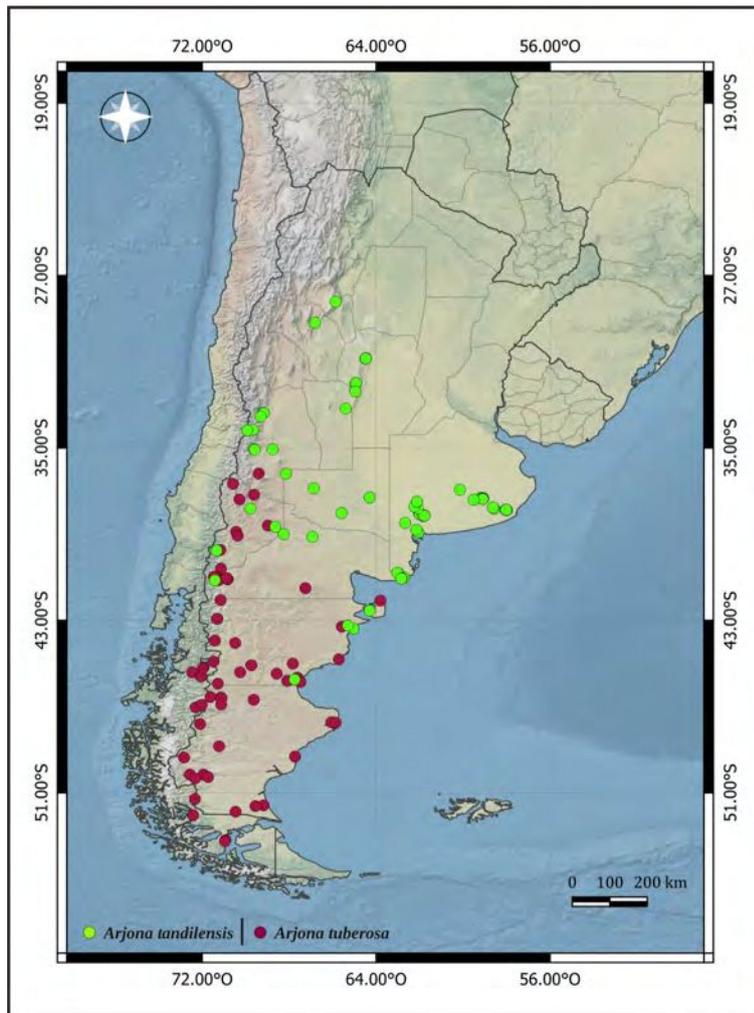


Figura 9.4 Distribución de las especies *A. tuberosa* y *A. tandilensis*.

Llama la atención la variación marcadamente xeromórfica de aquellos ejemplares que conforman una población en las cercanías a la localidad de Zapala en la provincia de Neuquén, donde imperan condiciones de aridez extremas.

Por otra parte el otro clado conformado por *A. patagonica*, *A. ruscifolia* var. *ruscifolia* y *A. ruscifolia* var. *crassifolia* presenta una distribución particular, ya que *A. patagonica*, especie bajo la que ha sido erróneamente incluida también *A. tandilensis*, tiene una distribución restringida a las provincias de Santa Cruz y de Tierra del Fuego que se extiende en territorio chileno por la Región de Magallanes donde comparte localidades con *A. tuberosa*. En esa región los ejemplares de ambas especies suelen ser más achaparrados y gráciles (figura 9.5).

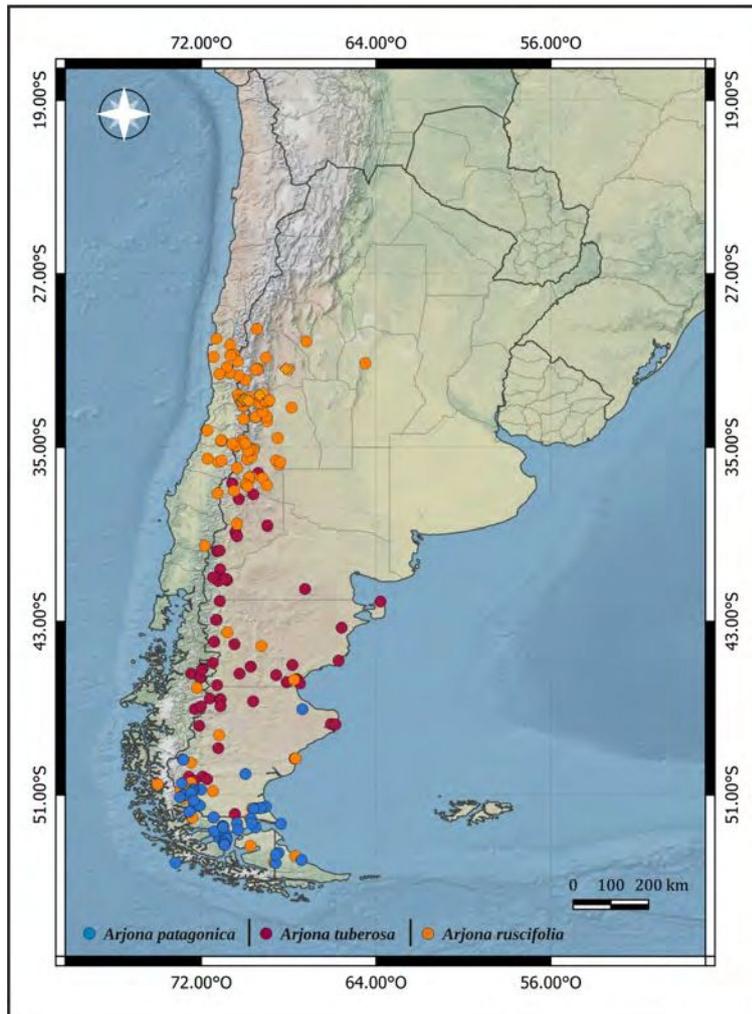


Figura 9.5 Distribución de las especies *A. patagonica*, *A. tuberosa* y *A. ruscifolia*.

El mismo fenómeno se observa en los individuos de *A. ruscifolia* var. *ruscifolia* que ocurren en el extremo sur del continente. La especie ha sido considerada bajo *A. patagonica*, aunque es claramente distinguible de esta última a pesar de que existan algunos ejemplares con caracteres intermedios entre ambas.

Arjona ruscifolia pareciera ser la especie más plástica dentro del género, quizás por la amplitud de su distribución, que se extiende, a ambos lados de la cordillera, desde el sur del continente hasta la provincias de San Juan en Argentina y que se prologa a localidades que alcanzan Catamarca y La Rioja, mientras que en Chile llega hasta la IV Región como límite norte. Es llamativa la aparente disyunción que se observa entre localidades de las provincias

de Neuquén y de Río Negro, y que -a mi juicio- podría atribuirse a una escasez de colectas en la zona.

Precisamente en la provincia de Mendoza y en las áreas limítrofes con Chile, en las regiones IV, V y VI, es donde aparecen la mayoría de los registros de *A. ruscifolia*. Si bien la alta densidad de colectas probablemente se deba a fenómenos de abundancia poblacional debida a la existencia de condiciones ambientales promedio que imperan en estas localidades, incluso a ambos lados de la cordillera, tampoco puede descartarse que la accesibilidad puede haber sido un factor que pudo haber contribuido a que esta zona haya sido intensivamente explorada. De esta manera, es de esperar el aumento en el registro de la especie en las colecciones de herbario, especialmente en el herbario MERL que se encuentra radicado en la zona.

En la provincia de Mendoza, en localidades cercanas al trazado de la ruta 007 que conecta a la Argentina con Chile a través del paso del Cristo Redentor, se observa una concentración de ejemplares de hojas crasas que he definido como *A. ruscifolia* var. *crassifolia*. No obstante, en un viaje reciente a la zona fue imposible encontrar ejemplares de ninguna de las especies y variedades registradas para la región, aun cuando en los registros históricos existe evidencia de materiales incluso florecidos en esta época del año. La ausencia de lluvias en los últimos tres años, que se hace evidente en el escaso caudal de agua de los ríos y en la aridez extrema del terreno, donde sólo se encontraron ejemplares aislados de coirones, ralos y amarillentos, puede ser una de las causas. El mismo fenómeno se ha observado en localidades de la provincia de San Juan visitadas en el mismo viaje.

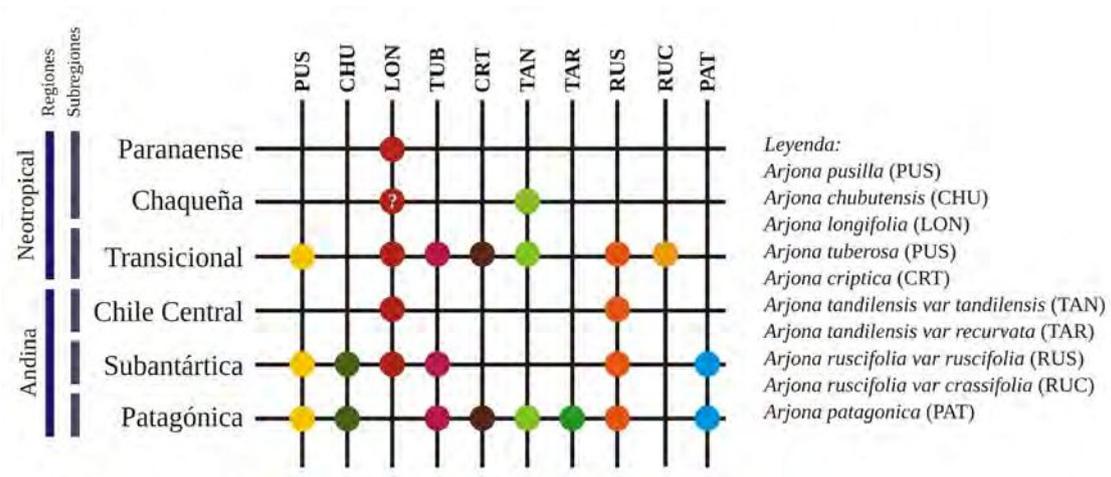
Por su parte, entre todas las especies, *A. longifolia* pareciera ser la que tiene una distribución más septentrional dentro del género (figura 9.2). En Chile está prácticamente ausente, salvo por unas pocas localidades aisladas, concentrándose la mayor cantidad de registros en las provincias argentinas de Mendoza, La Rioja y San Juan, compartiendo incluso algunas localidades con ejemplares de *A. ruscifolia* var. *ruscifolia* y de *A. pusilla*. Además en el mapa de distribución de la especie (figura 6.41) se observa un conjunto de puntos georreferenciados en el sur de Brasil y en Uruguay que resultan sumamente escasos y tampoco están bien representados en los herbarios locales, al punto de que para Montevideo existe un único

ejemplar (Humboldt 3176!) depositado fuera del país que, por ser una colecta de Humboldt, podría incluso ser una cita errónea.

Si bien los ejemplares rotulados como *A. megapotamica* y *A. schumanniana* -descritos para Brasil- han sido considerados como especies diferentes hasta el momento, los he incluido en la sinonimia de *A. longifolia*, aun cuando Vidal-Russell (2019) infiere que *A. megapotamica* podría constituir una especie válida debido al aislamiento geográfico. En este sentido la autora sugiere que a pesar de las semejanzas con *A. longifolia*, las flores glabras permitirían diferenciarlas. En los materiales que he podido revisar -tal como señalé en la revisión taxonómica- los ejemplares brasileros tienen una pubescencia similar a la de las restantes especies del género.

Con respecto a la ocurrencia de las especies del género en las regiones y subregiones biogeográficas propuestas por Morrone (2001a, 2014, 2015) para América del Sur (tabla 9.1) es posible hacer algunas consideraciones.

Tabla 9.1 Presencia de las especies del género *Arjona* en las provincias biogeográficas, dominios y subregiones de América del Sur de acuerdo a Morrone (2001a, 2014, 2015).



Del análisis de los datos se observa, por ejemplo, que la distribución de *A. chubutensis* aun cuando se concentra en la cordillera andina entre las provincias de Neuquén y Río Negro lindante con la Araucanía (en Chile), queda restringida a la Subregión Subantártica y a la

Subregión Patagónica. Esto sucede de igual manera con *A. criptica* que, además de encontrarse en la Subregión Patagónica, se extiende por la Zona Transicional a localidades donde también ocurre *A. tuberosa*.

Por otra parte, la adjudicación de *A. tandilensis* var. *tandilensis* a la subregión patagónica es variable ya que sólo ocurre en algunas localidades del norte de la patagonia central costera y en otras de la patagonia precordillerana en particular en la provincia de Neuquén donde se superpone con las poblaciones aisladas de *A. tandilensis* var. *recurvata* (figura 9.6).

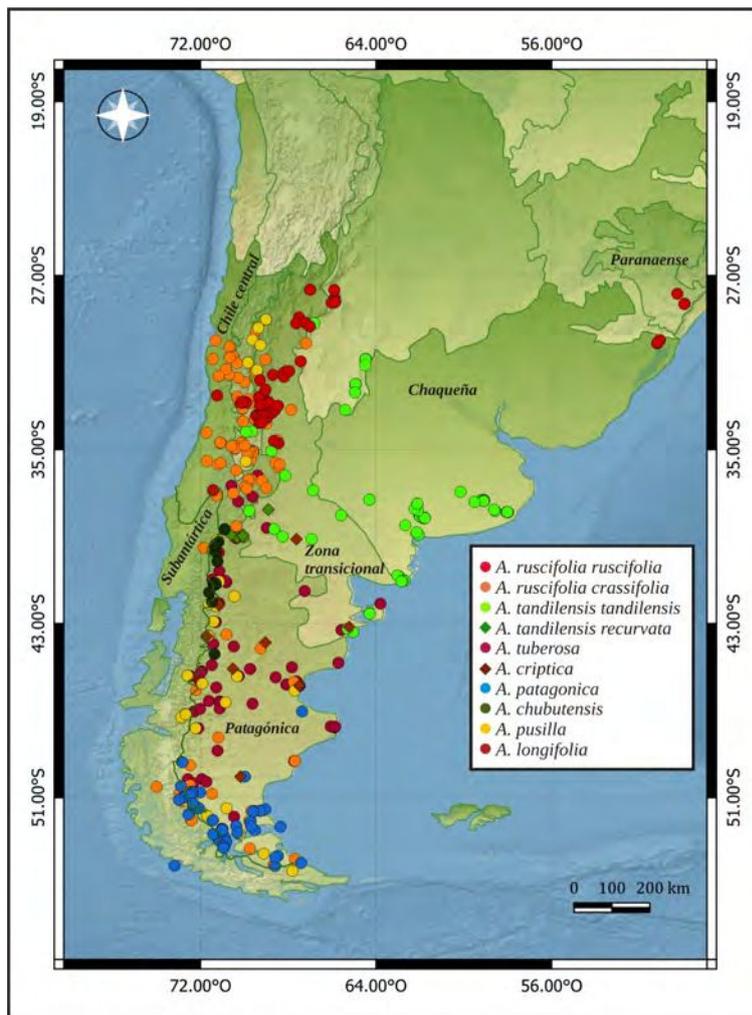


Figura 9.6 Distribución de las especies del género *Arjona* a partir de las subregiones biogeográficas propuestas por Morrone (2001a, 2014, 2015).

El fenómeno también se observa en *A. ruscifolia* var. *crassifolia*, mientras que la localización de *A. longifolia* en la Subregión Chaqueña se explica por las localidades limítrofes con la

zona transicional (figura 9.8) donde es más abundante, excluyéndose del análisis el punto que corresponde a Montevideo por carecer de evidencia certera en relación a ese registro.

Panbiogeografía

La obtención de trazos individuales como resultado de la conexión de los puntos que, en un mapa, representan evidencia de la distribución de una especie en el territorio, permite comprender la conexión existente entre las localidades en que éstas distribuyen (Zunino y Zullini, 1995). La relevancia del método radica en la posibilidad de interpretar la geografía espacial (Morrone, 2004, 2009) de las especies a partir de una topología que constituye un árbol lineal no enraizado de tendido mínimo. En este sentido, el grafo resultante también permite inferir las relaciones causales y la trama de los procesos evolutivos que podrían conectar a las poblaciones cercanas de una misma especie o de una metapoblación.

Si bien la topología de los trazos obtenidos para cada una de las especies de *Arjona* (figura 9.7) da cuenta de procesos diversos, en general llama la atención que la columna vertebral de la distribución del género en la cordillera de los Andes se corresponde con el trazo obtenido para *A. ruscifolia* var. *ruscifolia* (figura 9.7F) que, si bien excurre hacia algunos puntos de localidades cercanas en la prepuna y en la estepa patagónica, se solapa -mayoritariamente- con el trazo de *A. pusilla* (figura 9.7A). Esta última especie constituye la de distribución más amplia dentro del género si se consideran los registros para las localidades de Bolivia y Perú, que por ser escasos y no verificables son excluidos en el trazo. El trazo de ambas especies también se solapa con el obtenido para *A. chubutensis* en los andes neuquinos y rionegrinos y en la Región de la Araucanía en Chile (figura 9.7B).

Asimismo, hacia el sur de la cordillera andina, el trazo de *A. ruscifolia* var. *ruscifolia* se solapa con un tramo de la distribución de *A. tuberosa* (figura 9.7D) y en el extremo más austral con el de *A. patagonia* (figura 9.7G). *Arjona tuberosa*, además, se distribuye en la estepa patagónica, coincidiendo en algunas localidades con *A. criptica*. A su vez, el tramo del trazo de *A. patagonica*, que se prolonga desde la isla de Tierra del Fuego hacia la provincia de Santa Cruz, en Río Gallegos, en la localidad de Cabo Vírgenes, resulta atípico en consideración al resto de las localidades donde se han encontrado registros para esta especie,

por constituir una localidad aislada con tan solo un ejemplar, lo que implica que no necesariamente el tramo que une a ambas localidades representa un área donde pudiera estar representada la especie.

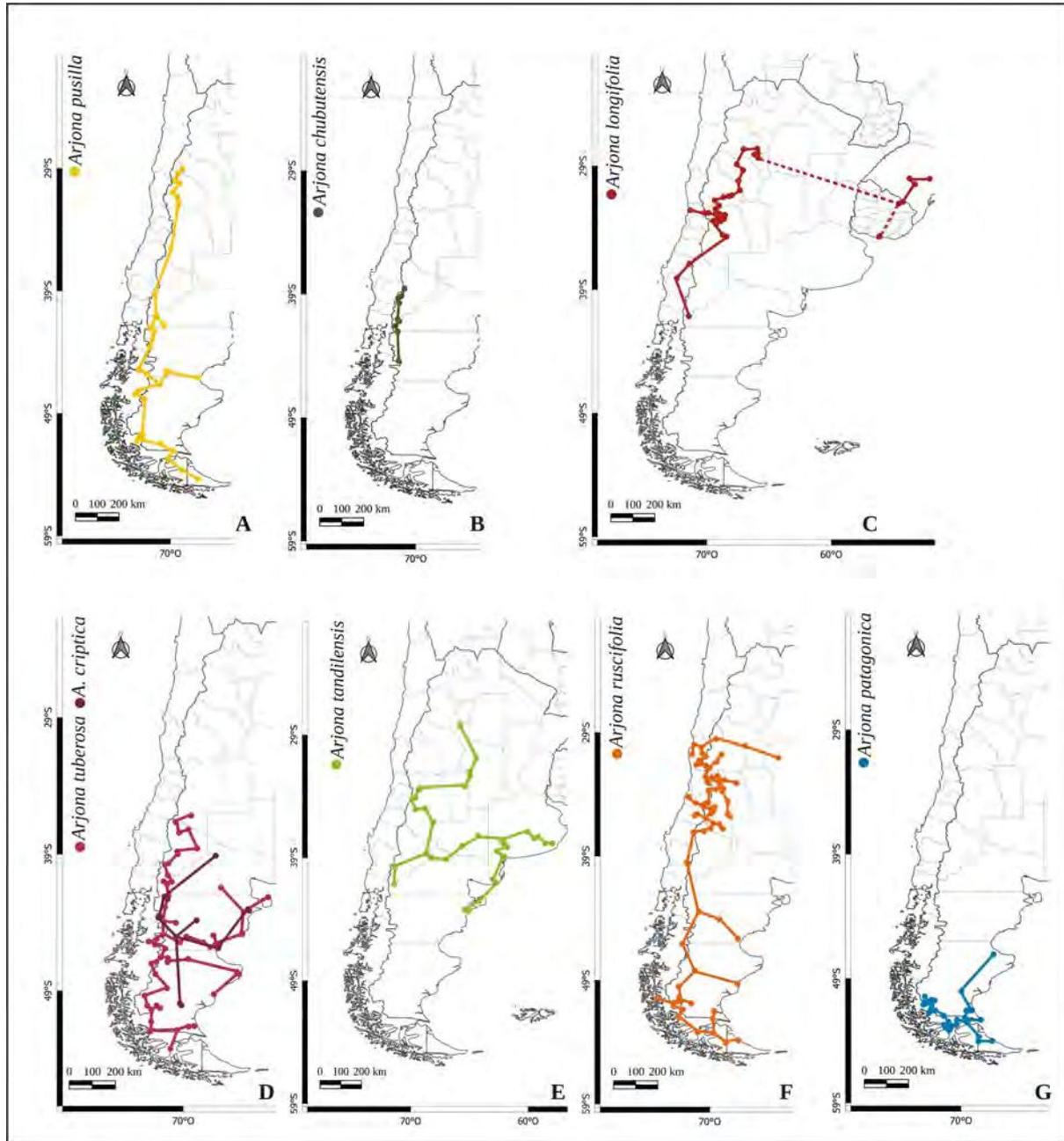


Figura 9.7 Trazos individuales obtenidos para las especies del género *Arjona*. A) *A. pusilla*; B) *A. chubutensis*; C) *A. longifolia*; D) *A. tuberosa* y *A. criptica*; E) *A. tandilensis* var. *tandilensis*; F) *A. ruscifolia* var. *ruscifolia*; G) *A. patagonica*.

Por su parte, el trazo correspondiente a *A. tandilensis* var. *tandilensis* (figura 9.7E), muestra una distribución más desagregada con escasos vínculos con la cordillera, salvo por localidades aisladas en Zapala, Neuquén, donde coincide con los ejemplares de *A. tandilensis* var. *recurvata*. La topología abierta y más o menos aracnoidea del trazo, conecta tanto los pastizales y los sistemas serranos de las provincias de Buenos Aires y Córdoba con las localidades en el norte de la estepa patagónica costera de las provincias de Buenos Aires, Chubut y Río Negro.

Con relación a *A. longifolia*, no existe evidencia que explique desde el punto de vista ecológico el patrón disyunto de distribución actual, tal como muestra el trazo individual encontrado para la especie (figura 9.7C). Siguiendo la metodología propuesta por Croizat (1952, 1958) he marcado intencionalmente con líneas discontinuas el trazo que une las localidades más cercanas entre Argentina y Brasil y entre ésta y la ciudad de Montevideo (para la que no se precisa en la etiqueta que acompaña al material una localidad puntual) a fin de visibilizar la ausencia de registros intermedios. La aparente disyunción podría explicarse recurriendo a argumentos históricos que serán discutidos más adelante sobre la base los resultados obtenidos por métodos basados en eventos.

La superposición de los trazos individuales (figura 9.8A) muestra un único trazo generalizado (figura 9.8B) que en cierta medida es compatible con el trazo individual de *A. pusilla* (figura 9.7A) y de *A. ruscifolia* var. *ruscifolia* (figura 9.7F).

El trazo recorre la cordillera andina entre los 29-53°S y en cierta medida es compatible con la sucesión de trazos generalizados encontrados por Hechem *et al.* (2011), aunque se bifurca y adentra en la patagonia desde la precordillera hasta la costa atlántica en la provincia de Chubut (figura 9.8B).

Es interesante destacar que la topología del trazo individual de *A. tandilensis* var. *tandilensis* (figura 9.7E) se integra al trazo generalizado andino y conecta las sierras cordobesas con las bonaerenses aunque no de manera directa. Este trazo podría estar contenido, probablemente, en los trazos generales obtenidos para la biota criptogámica de la región que conecta a ambos sistemas tal como refieren Arana *et al.* (2013).

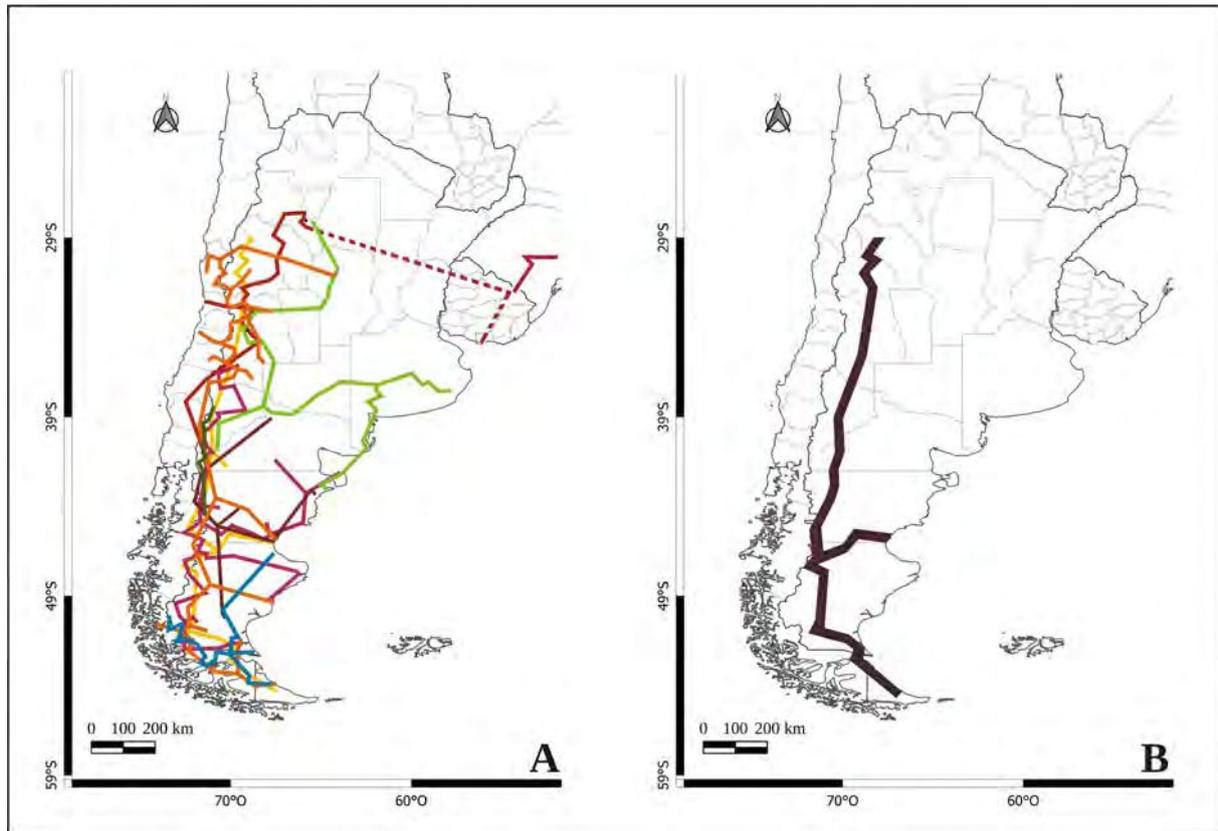


Figura 9.8 Superposición de trazos de las especies de *Arjona*. A) trazos individuales superpuestos; B) trazo generalizado. Para referencia de los colores ver la figura 9.7

El punto de bifurcación del trazo generalizado de *Arjona* resulta cercano a un nodo obtenido por Katinas *et al.* (1999) para algunos géneros de hongos, plantas vasculares, marsupiales, mamíferos, reptiles, peces, anélidos crustáceos, arácnidos e insectos y a otro nodo obtenido por Hechem *et al.* (2011) para la familia Apocynaceae que se ubica alrededor de los 40°S, 71°W. El área, en atención a estos resultados, podría ser interpretada como una zona compleja de convergencia geobiótica.

Análisis de Dispersión – Vicarianza

Al relacionar las áreas de endemismo definidas para las especies de *Arjona* con los resultados del DIVA, se visualizan diferentes eventos biogeográficos con sus probabilidades de ocurrencia asignados a cada uno de los doce nodos del cladograma (tabla 9.2). El porcentaje indica la posibilidad de reconstrucciones óptimas de áreas en cada nodo, mientras que las letras en color rojo indican la opción de área elegida en cada nodo.

Tabla 9.2 Resultados del análisis DIVA. *Arjona pusilla* (PUS), *A. chubutensis* (CHU), *A. longifolia* (LON), *A. tuberosa* (TUB), *A. criptica* (CRT), *A. tandilensis* var. *tandilensis* (TAN), *A. tandilensis* var. *recurvata* (TAR), *A. ruscifolia* var. *ruscifolia* (RUS), *A. ruscifolia* var. *crassifolia* (RUC) y *A. patagonica* (PAT). En rojo los eventos interpretados en los nodos del cladograma.

Nodo	Especies (Acrónimos)	Áreas (%)
1	MIS-QUI-QUL-PUS-CHU-LON-TUB-CRT-TAN-TAR-RUS-RUC-PAT	E 33,3% EF 33,3% DEF 33,3%
2	QUI-QUL-PUS-CHU-LON-TUB-CRT-TAN-TAR-RUS-RUC-PAT	E 25% F 25% DF 25% DEF 25%
3	QUL-PUS-CHU-LON-TUB-CRT-TAN-TAR-RUS-RUC-PAT	E 50% F 50%
4	PUS-CHU-LON-TUB-CRT-TAN-TAR-RUS-RUC-PAT	E 50% F 50%
5	CHU-LON-TUB-CRT-TAN-TAR-RUS-RUC-PAT	E 50% F 50%
6	LON-TUB-CRT-TAN-TAR-RUS-RUC-PAT	E 6,25% AF 6,25% BF 6,25% ABF 6,25% CF 6,25% ACF 6,25% BCF 6,25% DF 6,25% ADF 6,25% BDF 6,25% CDF 6,25% EF 6,25% AEF 6,25% BEF 6,25% CEF 6,25% DEF 6,25%
7	TUB-CRT	F 100%
8	TUB-CRT-TAN-TAR	F 100%
9	TAN-TAR	F 100%
10	TUB-CRT-TAN-TAR-RUS-RUC-PAT	F 33,3% EF 33,3% CEF 33,3%
11	RUS-RUC	C 16,6667% CE 16,6% CDE 16,6% CF 16,6% CDF 16,6% CEF 16,6%
12	RUS-RUC-PAT	E 20% CE 20% F 20% CF 20% CEF 20%

En atención a estos datos se seleccionaron las opciones sobre el cladograma (figura 9.9) aún cuando en todos los casos los porcentajes son idénticos. La explicación supone 22 eventos de dispersión, algunos de ellos relacionados con eventos más recientes e incluso dos de ellos con procesos localizados en nodos basales del cladograma.

De la lectura de los resultados del Análisis de Dispersión y Vicarianza (DIVA) se observa que las especies del género *Misodendrum*, no sólo se restringen en la actualidad a la Subregión Subantártica, sino que ésta, probablemente, constituya el área ancestral de las poblaciones que pudieron haber dado origen tanto a *Misodendrum* como a las especies que integran la familia Schoepfiaceae en la que es posible encontrar a *Quinchamalium* y a *Arjona* (figura 9.9).

Estos resultados coinciden con el postulado de Morrone (1994) que sostiene, sobre la base de las especies de coleópteros de la familia Curculionidae, que una parte de la biota austral pudo estar originalmente restringida a la porción más austral de la Región Andina, identificando un nodo coincidente con el área de convergencia de trazos que comprende localidades cercanas a Chile Central, la prepuna y, hacia el este, una porción de la Subregión Patagónica donde, por otra parte, existe una importante concentración de las especies de *Arjona*. Las áreas más antiguas entonces parecieran coincidir con la Subregión Subantártica.

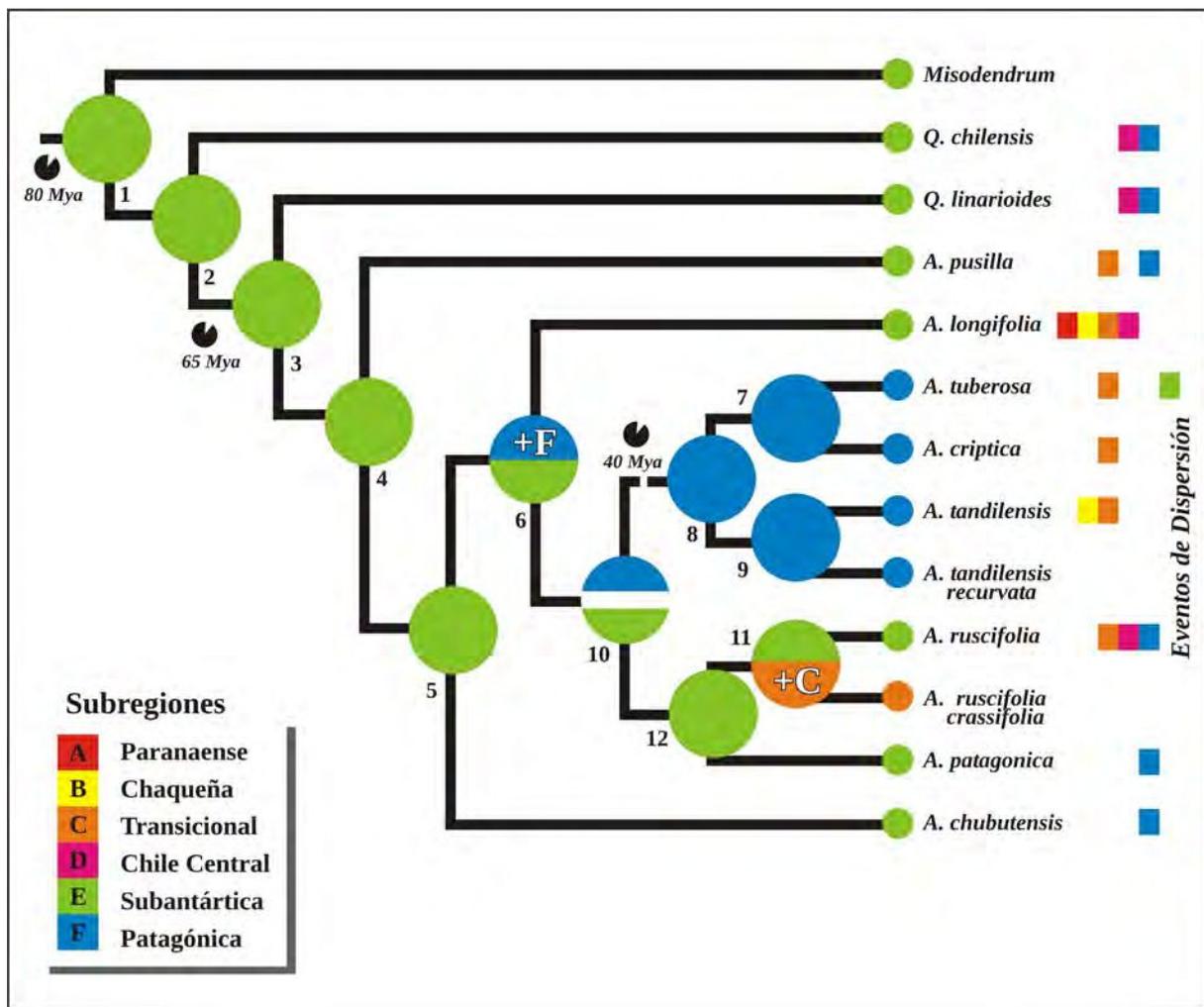


Figura 9.9 Análisis de Dispersión - Vicarianza (DIVA) realizado para el género *Arjona*. La datación de los nodos corresponde a Chlonova (1962) y Vidal-Russell y Nickrent (2008). La columna derecha refleja las áreas en que distribuye cada uno de los taxa en las subregiones Paranaense, Chaqueña, Transicional, Chile Central, Subantártica y Patagónica. El círculo en los nodos refleja las áreas en las que ocurren las poblaciones ancestrales.

La historia del grupo comenzaría alrededor de 80 Mya atrás (Vidal-Russell y Nickrent, 2008b) en el Campaniano temprano, durante el Cretácico (figura 9.10A), donde se inició un proceso de diferenciación de las poblaciones que derivaron en las especies que hoy integran a las familias Misodendraceae y Schoepfiaceae respecto del resto de las Santalaceae *s.l.*

Esta datación coincide con los registros fósiles más antiguos del género *Nothofagus*. Si bien esta divergencia pudo conducir a una especialización y diversificación temprana de los muérdagos, los palinomorfos (compositoipollenites) más cercanos a las especies actuales de

Misodendrum datan del Oligoceno temprano, alrededor de 30 Mya (Macphail y Cantrill, 2006).

El proceso de cladogénesis que, por otra parte, pudo haber dado lugar a las especies actuales de *Quinchamalium* (que remite a los nodos 2 y 3) se ubica igualmente en la Subregión Subantártica, registrándose una dispersión de estas especies (que hoy han sido sinonimizadas bajo *Quinchamalium chilensis*) a la Subregión de Chile Central y la Subregión Patagónica, aunque este último evento resultaría más reciente ya que gran parte de la patagonia austral se encontraba sumergida en ese entonces (Benedetto, 2010) tal como se observa en la figura 9.10A. No obstante, las inferencias y generalizaciones sobre la biota sudamericana requieren cautela, tal como afirman Goin *et al.* (2012) debido al origen híbrido del continente (Crisci *et al.*, 1991; Morrone, 2001a,b).

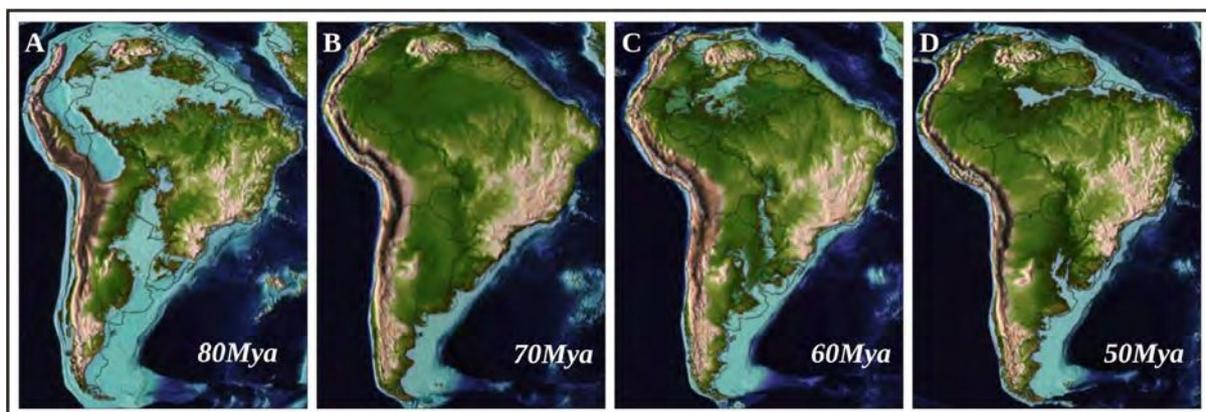


Figura 9.10 Eventos que han condicionado la geomorfología de América del Sur entre los 80-50 Mya y que posiblemente afectaron la historia del género *Arjona*.

No resulta extraño entonces que las poblaciones ancestrales de *Arjona* pudieran encontrarse en la Subregión Subantártica en atención a registros que datan de unos 65 Mya (Chlonova, 1962; Jarzen, 1977). Los palinomorfos compatibles con *A. tuberosa* se remontan a unos 40 Mya, según Vidal-Rusell y Nickrent (2008b), lo que permitiría inferir -a partir de los resultados obtenidos para la filogenia del género (figura 8.1)- que las poblaciones ancestrales involucradas en los procesos de especiación pudieron derivar en las especies más plesiomórficas como *A. pusilla* y *A. chubutensis*. Estos eventos deberían ubicarse en un tiempo geológico probablemente comprendido entre los 70-60 Mya y los 40 Mya.

Pareciera entonces que en el área que comprende a la Subregión Subantártica no sólo han acontecido procesos relacionados con la diferenciación de los géneros *Quinchamalium* y *Arjona*, sino también con otros eventos de duplicación que involucra a especies como *A. pusilla* y *A. chubutensis* (nodos 4 y 5). Estas especies no obstante se encuentran ampliamente distribuidas en la Subregión Subantártica, lo que podría responder a eventos de dispersión posteriores que explicarían su distribución actual. En el caso de *A. pusilla* la dispersión alcanza la Zona Transicional que incluye el ecotono con el monte hacia el noreste y el sur patagónico, mientras que en el caso de *A. chubutensis*, si bien existen poblaciones que llegan al límite de la Subregión Patagónica, tal como se observa en el trazo individual (figura 9.7B), la mayoría de los ejemplares se concentran en la Subregión Subantártica.

El nodo 6 muestra, por otra parte, un evento de dispersión que permitiría explicar la presencia de poblaciones ancestrales del género en un área más amplia que comprende, además de la Subregión Subantártica, parte de la Subregión Patagónica emergida y que podrían haber derivado no sólo en las especies actuales de *A. longifolia*, sino en el resto de las especies del género.

Estos eventos de dispersión podrían ser coincidentes con la disminución progresiva de la temperatura que contribuyó a la expansión de una biota mesotérmica caracterizada por familias como Nothofagaceae, Podocarpaceae, Araucariaceae, Myrtaceae, Cunoniaceae, Caryophyllaceae y Proteaceae, entre otras (Barreda y Palazzesi, 2007). *Arjona longifolia*, además, pudo haberse dispersado a otras áreas hacia el oeste que comprende la Subregión de Chile Central, ya que la cordillera pareciera no representar para el grupo una barrera, aunque tampoco es posible descartar, en esa dinámica, la influencia de algunos eventos orogénicos acontecidos en la Región Andina que, al ser episódicos e intermitentes durante el Cenozoico, (Ramos, 1989) influyeron en la diversificación de la biota.

De esta manera, *A. longifolia* pudo haber tenido una distribución más amplia en el pasado, pudiendo extenderse hacia lo que hoy constituye el sur de Brasil, al encontrarse -en ese entonces- condiciones más homogéneas que le permitieran alcanzar sucesivamente su distribución actual en la Subregión Paranaense. La fragmentación de esas poblaciones ampliamente distribuidas en ese entonces, pudo haber acontecido alrededor de los 20 Mya

como consecuencia de la ingesión marina en las áreas más deprimidas que conformó el llamado Mar Paraneano (figura 9.11C) durante el Mioceno temprano que separó a las áreas donde actualmente se encuentra representada. Similares eventos fueron propuestos para las especies de *Perezia* (Asteraceae) por Apodaca *et al.* (2015) que, al igual que *Arjona*, posee una distribución disyunta entre los Andes-Patagonia y el sudeste de América del Sur.

Si aceptamos que los ejemplares argentinos y brasileros pertenecen a especies diferentes entonces esta discontinuidad podría haber interrumpido el flujo génico bajo un modelo de especiación alopátrida. La concepción de una única especie que reúne bajo su sinonimia a aquellos ejemplares rotulados como *A. mesopotamica* y *A. schumanniana* resulta de igual manera compatible con la hipótesis del área fragmentada por el mar Paraneano, aunque en ese caso la inclusión de éstas bajo la sinonimia de *A. longifolia* -como se sostiene en esta tesis- permitiría suponer que el aislamiento y la interrupción del flujo génico entre ambas poblaciones no devino en eventos de especiación.

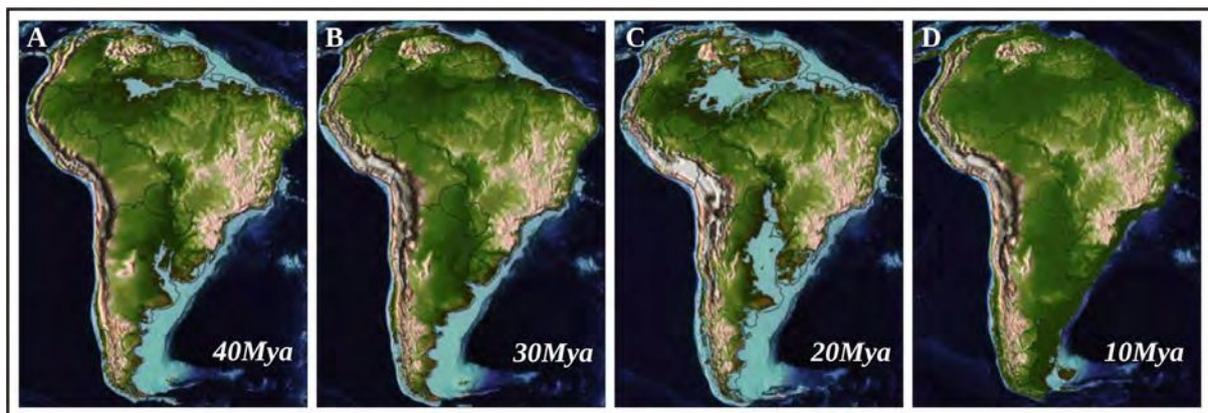


Figura 9.11 Eventos que han condicionado la geomorfología de América del Sur entre los 40-10 Mya.

Por otra parte, en el nodo 10 se observa un evento de vicarianza que podría haber sucedido como resultado de la fragmentación de poblaciones que antes ocupaban un área común que comprendía parte de la Subregión Subantártica y de la Subregión Patagónica (figura 9.9). Si bien, tal como afirman Ortiz-Jaureguizar y Cladera (2006), durante gran parte del Eoceno las características geológicas de América del Sur fueron bastante similares a las imperantes en el Paleoceno tardío, las constantes transgresiones marinas del Atlántico acontecidas en esta época fueron modulando diversos escenarios desde el Eoceno Medio al Oligoceno Tardío /

Mioceno (Malumián y Náñez, 2011) que modificaron la superficie expuesta de la tierra. Estos procesos pudieron generar islas y discontinuidades que podrían haber constituido una de las causas del aislamiento de estas poblaciones y, en consecuencia, de los eventos vicariantes.

La expansión de la continentalidad resultante de la regresión de las aguas podría haber contribuido al aumento del estrés hídrico de la vegetación (Markgraf *et al.*, 1996) pudiendo constituir éstas, causas probables de un proceso de especiación vicariante en poblaciones relictas de paleoescenarios cuyas condiciones ambientales fueron radicalmente diferentes.

También el levantamiento de la cordillera de los Andes en épocas más recientes, entre los 15-10 Mya, durante el Mioceno medio, pudieron contribuir progresivamente a consolidar una barrera importante a los vientos del Pacífico sur cargados de humedad (Ortiz-Jaureguizar y Cladera, 2006). Ello contribuyó a generar el efecto árido que también es descrito por Barreda y Palazzesi (2007) que hoy persiste del lado este de la cordillera. La ausencia de registro fósil de estas especies impide situarlas en un rango de tiempo más específico.

Los procesos de especiación que pudieron haber originado a *A. patagonica* y *A. ruscifolia*, tal como reconstruye el nodo 12, parecen haber acontecido en la Subregión Subantártica sur, con una dispersión posterior hacia la patagonia atlántica en ambas especies, y una dispersión hacia la Subregión de Chile Central de *A. ruscifolia* var. *ruscifolia*. El proceso de diversificación que parece estar aconteciendo en las poblaciones actuales de *A. ruscifolia* var. *crassifolia*, pudo deberse a migraciones posteriores de individuos provenientes de poblaciones ancestrales localizadas en localidades limítrofes de la Subregión Subantártica con la Zona Transicional impactada por el efecto de la diagonal árida.

Por otra parte, el nodo 8 (figura 9.9), representa el área de distribución de una población ancestral que, derivada de los eventos de cladogénesis resultantes de la vicarianza que reconstruye el nodo 10, protagoniza procesos de duplicación que podrían explicar la radiación que derivara en las especies actuales de *A. tuberosa*, *A. criptica* y *A. tandilensis*. La especiación en esa área permite explicar los procesos acontecidos entre *A. tuberosa* y *A. criptica*, aunque el área de distribución de *A. tuberosa* se ha extendido posteriormente tanto hacia la Subregión Subantártica, en la precordillera, como hacia la Zona Transicional que

comprende el ecotono con el monte. En esta área, *A. criptica* probablemente derive, atendiendo a la reconstrucción de la filogenia, de poblaciones ancestrales que también condujeron a la especiación de *A. tuberosa*.

El clado que comprende a las dos variedades de *A. tandilensis*, pareciera coincidir con el área de diversificación de *A. criptica* y *A. tuberosa*, lo que no resulta extraño si se considera que *A. tandilensis* en algunas revisiones ha sido considerada como *A. tuberosa* var. *tandilensis*. Las diferencias entre *A. tandilensis* var. *tandilensis* y *A. tandilensis* var. *recurvata* parecieran responder a un proceso de diversificación que podría estar aconteciendo en localidades cercanas a Zapala y que justifican la existencia, en esa zona, de ejemplares que si bien están comprendidos dentro de los límites de *A. tandilensis*, a diferencia de la variedad típica presentan hojas rígidas, marcadamente recurvas y con deposiciones de blanquecinas en la epidermis que constituyen caracteres diagnósticos de la nueva variedad descrita en esta tesis.

A. tandilensis var. *tandilensis*, por su parte, pareciera haberse dispersado posteriormente desde esa área de diversificación, tal como puede observarse en la figura 9.7E, hacia la Subregión Chaqueña y parte de la Zona Transicional, extendiéndose a los sistemas serranos de Buenos Aires y Córdoba. Este patrón de distribución pudo ser resultante de los eventos de dispersión acontecidos a finales del Mioceno (15-10 Mya) cuando se retirara definitivamente el Mar Entrerriense quedando expuesta la llanura chaco-pampeana (figura 9.11D).

En este sentido, tal como refieren Apodaca *et al.* (2015), el período que comprende desde el Oligoceno tardío al Mioceno temprano constituyó un tiempo de transición en la estructura de la vegetación que estuvo influenciado tanto por el efecto de las transgresiones atlánticas como por el levantamiento de la puna durante el Plioceno (entre 5,3-1,8 Mya). Estos eventos pudieron haber contribuido a generar las condiciones ambientales necesarias para que terminara por instalarse, en esa zona, la vegetación tan particular que hoy caracteriza a la fisonomía imperante en los dominios chaqueños y pampeanos.

A su vez, es posible que la distribución actual de algunas de las especies del género también haya estado impactada por fenómenos relativamente recientes como las glaciaciones cíclicas del Pleistoceno, que al provocar una sucesiva retracción y expansión de los hielos

continentales (Villagrán, 2018), condicionaron la dinámica y la conformación de la biota andina (figura 9.12) pudiéndosele atribuir cierta influencia en relación a la presencia de algunas especies en los territorios que hoy ocupan.

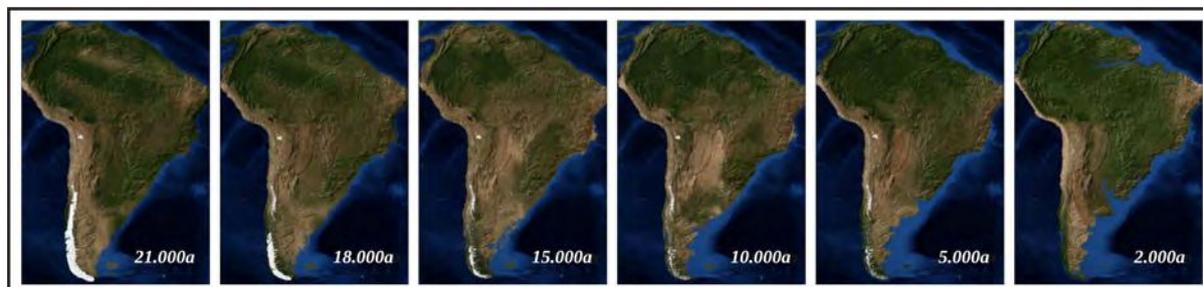


Figura 9.12 Cambios en la geomorfología y fisonomía del continente en los últimos 21mil años que dan cuenta de variaciones en la fisonomía del paisaje.

Áreas ancestrales

Del análisis de los datos, luego de aplicar el método de Áreas ancestrales, y en coincidencia con los resultados del DIVA, se desprende que la Subregión Subantártica constituye el área con los mayores valores respecto del cociente entre ganancias y pérdidas ($G/L= 3$) seguido por la Subregión Patagónica ($G/L= 2,34$). Los cocientes se muestran en la tabla 9.3

Tabla 9.3 Coeficientes obtenidos con el método de Areas ancestrales.

		G	P	G/L
A	Paranaense	1	6	0,17
B	Chaqueña	2	8	0,25
C	Transicional	5	6	0,84
D	Chile Central	5	6	0,84
E	Subantártica	9	3	3,0
F	Patagónica	7	3	2,34

Más allá de las historias particulares que involucran a cada una de las especies de *Arjona* con los eventos que pudieran explicar la filogenia del género en sentido histórico, el área ancestral donde podrían localizarse las primeras poblaciones que derivaron en las especies actuales del género resultaría ser la Subregión Subantártica (figura 9.13).

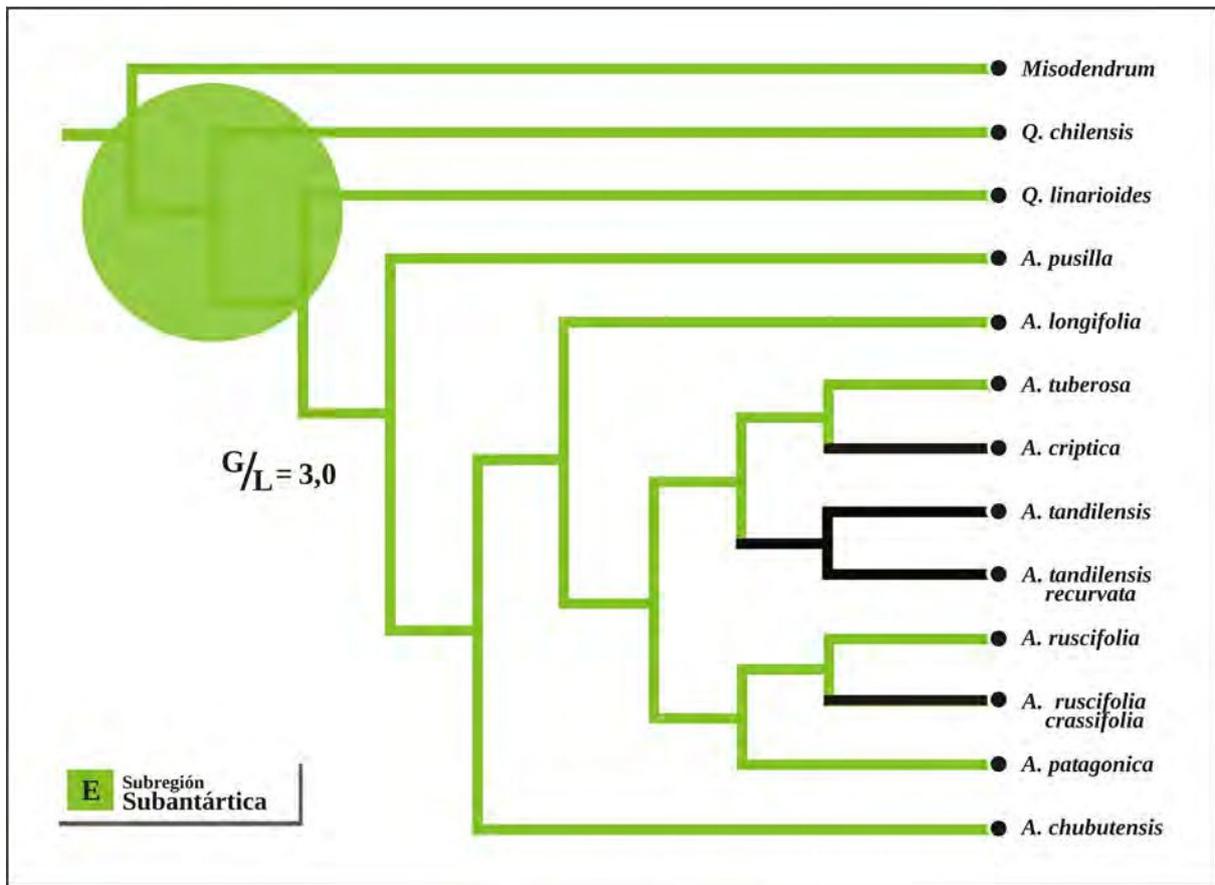


Figura 9.13 Análisis de Áreas ancestrales (Bremer, 1992, 1995). Se observan las pérdidas (en negro) y ganancias (en verde) para la Subregión Subantártica considerada como el área ancestral del grupo.

El resto de las áreas consideradas en este análisis, incluyendo la Subregión Patagónica con un coeficiente de $G/L = 2,34$, están menos representadas por las especies del género (figura 9.14), y por lo tanto, se ajustan a uno de las premisas del método que establece una mayor probabilidad para el área ancestral de las áreas representadas en numerosas ramas del cladograma.

Existe entonces coincidencia entre los resultados del análisis DIVA y del método de Bremer (1992, 1995), ya que la Subregión Subantártica no sólo constituye el área que se demarca los nodos más profundos del cladograma, y se repite en gran parte de los puntos de bifurcación del cladograma, sino que además constituye el área en la que distribuyen la mayoría de las especies del género.

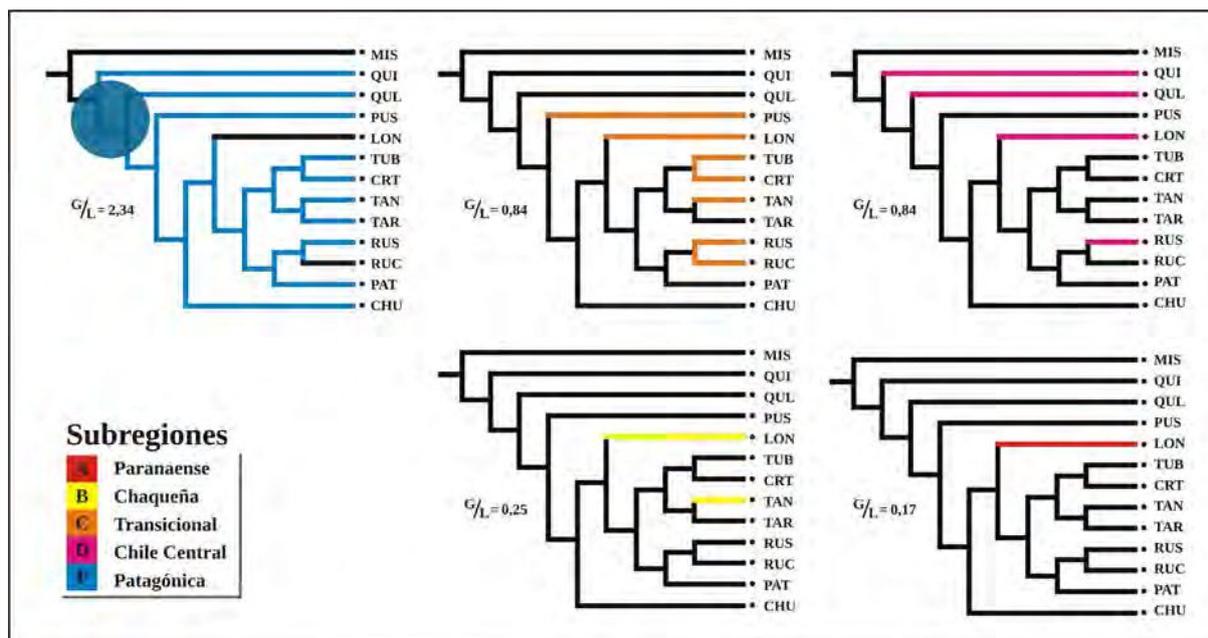


Figura 9.14 Análisis de Áreas ancestrales (Bremer, 1992, 1995) para las otras áreas de endemismo de *Arjona*. Se observan las pérdidas (en negro) y ganancias (en colores) según las subregiones consideradas en el análisis. Acrónimos: *Misodendrum* (MIS); *Quinchamalium* 1 (QUI); *Quinchamalium* 2 (QUL); *A. pusilla* (PUS); *A. chubutensis* (CHU); *A. linearifolium* (LIN); *A. tuberosa* (TUB); *A. criptica* (CRT); *A. tandilensis* var. *tandiensis* (TAN); *A. tandilensis* var. *recurvata* (TAR); *A. ruscifolia* var. *ruscifolia* (RUS); *A. ruscifolia* var. *crassifolia* (RUC); *A. patagonica* (PAT).

Otras consideraciones sobre la distribución actual

Al margen de los eventos históricos que pudieron condicionar la distribución actual de la biota, otra de las razones que permitirían complementar la hipótesis de la contribución de los eventos de dispersión a la distribución actual de algunas especies está relacionada con las características de sus diásporas.

Teniendo en cuenta que los frutos de las especies de *Arjona* son nueces minúsculas y más o menos livianas no resulta improbablemente que puedan ser dispersados por vientos fuertes que suelen ser frecuentes en algunos de los ecosistemas en que estas especies distribuyen. Por otra parte, las plantas que conforman el orden Santalales han sido a menudo relacionadas con especies de aves frugívoras y granívoras con las que establecen una suerte de simbiosis (Reid, 1991; Restrepo *et al.*, 2002; Aukema, 2003) al transportar a lugares comprendidos en las rutas migratorias los frutos y semillas que conforman su dieta.

Una vez que las semillas germinan en las nuevas áreas, sus raíces desarrollan haustorios que al penetrar en el cormo de los hospedadores y acceder al sistema vascular terminan subsidiándose de manera inmediata en lo referente a la disponibilidad de agua, minerales e incluso de nutrientes elaborados según el tipo de parasitismo y en esta potencialidad pareciera anclar una de las razones que explicarían el éxito adaptativo que el parasitismo parece haber tenido en este linaje.

La posibilidad de que las plantas hemiparásitas puedan vivir a expensas de los hospedadores, pero a su vez realizar fotosíntesis, podría traducirse en una ventaja en términos de supervivencia, incluso en condiciones ambientales hostiles. A ello podría sumarse que el espectro de hospedadores de los que pareciera poder subsidiarse suele ser más amplio en aquellas especies que constituyen parásitos de raíces tal como ocurre en la familia Schoepfiaceae (que incluye al género *Arjona*) respecto de su grupo hermano (*Misodendrum*). En el caso de las especies de *Misodendrum*, que constituyen parásitos específicos de *Nothofagus*, su distribución se encuentra limitada y condicionada por la de sus hospedadores.

El hecho de que las especies de *Arjona* parasiten a diferentes plantas que parecieran tener una gran plasticidad -teniendo en cuenta que ocurren en diversas subregiones biogeográficas- y la evidencia respecto de su capacidad para parasitar cultivos sin que exista una relación estricta especie-específica con su hospedador, constituye un argumento más a considerar en la comprensión acerca del modo en que operan los mecanismos de la evolución en tiempo y espacio. No es casual, entonces, cuando se trata de plantas parásitas, que no sólo sea importante profundizar en la historia del grupo y en historia de las áreas en que habitan, sino también conocer a aquellas especies a las que parasitan.

Parasitismo

Las relaciones ancestro-descendiente pueden ser reconstruidas a partir de la filogenia y de la relación existente entre las poblaciones que integran cada una de las especies que conforman los clados y las áreas en las que éstas distribuyen. Esto permite retomar la idea indisoluble que conjuga forma, tiempo y espacio y que la sistemática moderna no puede eludir. En ese enfoque histórico se intercalan las relaciones ecológicas que a lo largo del tiempo también han constituido el contexto en que opera la selección natural y otros mecanismos desde donde microevolución y macroevolución puede ser comprendidas como parte de un mismo proceso.

Las relaciones de parasitismo forman parte de las relaciones interespecíficas implícitas en la dinámica de los ecosistemas (Restrepo *et al.*, 2002). No obstante, la condición de parasitismo constituye una restricción inmanente a determinadas especies que remite a su historia evolutiva, aun cuando existan diversos modos de parasitismo y diferentes grados de especialización e interdependencia. De esta manera, el parasitismo constituye una condición histórica implícita en la filogenia (Westwood *et al.*, 2010).

No es casual que la totalidad de las especies que integran el género *Arjona* sean parásitas en tanto los géneros afines y filogenéticamente identificados como hermanos (*Quinchamalium*, *Schoepfia* y *Misodendrum*) y, por lo tanto, conectados por poblaciones ancestrales de las que derivaron, sean también parásitas. El parasitismo, de este modo, constituye una condición común en prácticamente todas las especies que integran las diversas familias en las que han sido incluidas tradicionalmente tanto las especies de *Arjona* como las de *Quinchamalium* y en general todas aquellas familias, entre las que se encuentra Misodendraceae, que conforman el orden Santalales.

El parasitismo, entonces, constituyó una novedad evolutiva en el grupo y hoy resulta ser una condición plesiomórfica.

Algunos tipos de parasitismo

La diversidad de especies que integran el orden Santalales, y conforman una estructura jerárquica sostenida por nexos filogenéticos en el que las especies y géneros se segregan a partir de las novedades evolutivas “adquiridas” durante la evolución, presentan diferentes tipos de parasitismo y esa especialización pudo haber constituido una condición en el proceso de diversificación de ciertas líneas filogenéticas que, en el marco de la teoría de la exclusividad del nicho, pudieron haber tenido una ventaja en términos históricos.

Si bien en el orden Santalales es posible encontrar plantas autótrofas, el holoparasitismo y el hemiparasitismo constituyen las estrategias más frecuentes relacionadas con el nicho trófico de las especies que lo integran. Todas las plantas holoparásitas, asignadas a Santalales han sido descritas bajo la familia Balanophoraceae. Cronquist (1985, 1988) incluye a esta familia en el orden, pero otros autores (Nickrent y Franchina, 1990; Der y Nickrent, 2008; Nickrent y García, 2009; Nickrent *et al.*, 2010; Su *et al.*, 2015; Kuijt, 2015) han polemizado sobre la pertinencia de considerarla como un orden diferente sobre la base de que el holoparasitismo ha constituido una condición que marcó una direccionalidad diferente en la evolución del grupo (Der y Nickrent, 2008).

La revisión de Nickrent *et al.* (2010) excluye del orden Santalales a las especies holoparásitas (Balanophoraceae, Balanophorales). Sin embargo, estudios recientes basados en evidencia molecular (Su *et al.*, 2015) lo reasignan a Santalales, aunque del cladograma (figura 10.1) es posible inferir que esta condición pudo haber surgido de manera paralela y que las especies que la presentan conforman dos líneas filéticas. Según el autor estos linajes, además, presentan tasas evolutivas diferentes.

A partir de los trabajos de Su *et al.* (2015), Nickrent *et al.* (2019) y Nickrent (2020), es posible sugerir que el hemiparasitismo en el orden pudo haberse originado a partir de plantas autótrofas que, por otra parte, ocupan las ramas basales del cladograma (figura 10.1), en tanto el holoparasitismo, cuando se incluyen en el análisis las especies de Balanophoraceae, aparece como un paralelismo que alienta hipótesis de polifiletismo en el grupo.

Los autores previamente mencionados, consideran que el hemiparasitismo en el orden Santalales pudo haber constituido una novedad que se remonta a 100-80 Mya cuando pareciera haber comenzado el proceso de diversificación de las plantas parásitas de raíz. Por su parte, la evolución de los muérdagos o parásitos aéreos, entre los que se incluyen a las Misodendraceae, ocurrió posteriormente.

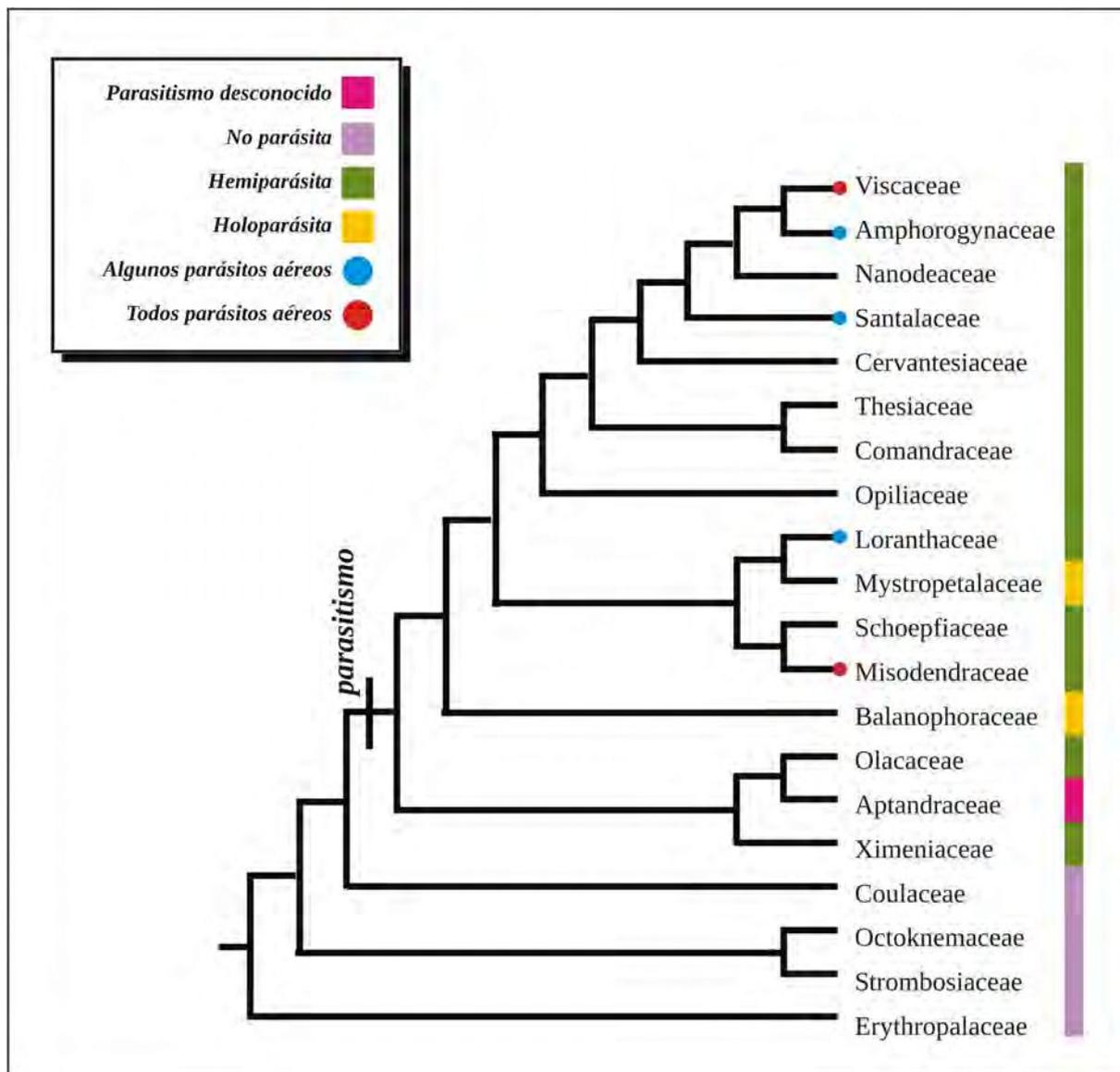


Figura 10.1 Evolución de los tipos de parasitismo en el orden Santalales. Modificado de Nickrent (2020) sobre la topología del árbol publicado por Su *et al.* (2015) y Nickrent *et al.* (2019).

Teniendo en cuenta que *Misodendrum* constituye el grupo hermano de los géneros considerados bajo Schoepfiaceae, el origen de las parásitas de raíz con porte herbáceo, que

comprende a las especies de *Arjona*, pudo haber estado ligado a los eventos de cladogénesis acontecidos en las poblaciones ancestrales de las especies actuales que comprenden a ambas familias, siendo no obstante, el parasitismo de raíz, tal como se observa en el cladograma (figura 10.1) un carácter plesiomórfico, mientras que el hábito de los muérdagos apareció en varias oportunidades durante la radiación adaptativa del orden.

El ancestro común de ambas familias (Misodendraceae y Schoepfiaceae) podría haber sido, según Vidal-Rusell y Nickrent (2008b), plantas con hábitos anófitos. Esto sugiere que pudieron ser capaces de parasitar tanto a raíces y ramas como a ambos órganos simultáneamente. El hábito de algunas lianas con la capacidad de anclar tanto a las raíces como a las ramas de sus hospedadores otorga asidero al enunciado.

Conexión hospedador-parásito

Tal como sugería Rao (1942) y confirman estudios filogenéticos recientes (Su *et al.*, 2015; Nickrent, 2020) la mayoría de las especies en Santalales son hemiparásitas. Esto implica que tanto el mesófito de las hojas como la corteza subepidérmica de los tallos están provistas de clorénquima y por lo tanto presenta cloroplastos en sus células que le permiten realizar fotosíntesis. La presencia de haustorios para algunas de estas plantas representa, además de un modo de fijación al sustrato, una manera de acceder al agua y los minerales (Kuijt, 1977) que requieren para elaborar los fotosintatos, y que obtienen de manera directa del sistema vascular de sus hospedadores. Los haustorios, entonces, les representan una ventaja evolutiva.

Nickrent (2020) menciona que los haustorios se desconocen en familias como Aptandraceae, a pesar de que ésta queda incluida dentro del clado que comprende a las plantas donde el parasitismo se considera una novedad evolutiva (figura 10.1). En algunas familias como Loranthaceae se mencionan dos tipos de haustorios, uno primario que es resultante de la transformación del ápice radicular y otro secundario que se origina a partir de las raíces laterales (Kuijt, 1969).

En *Arjona* los haustorios se encuentran en el ápice de las raíces caulógenas tal como se discutió en el capítulo destinado a la morfología externa y la anatomía del género. La forma de gancho pronunciado (figura 10.2) facilita el anclaje a las raíces de los hospedadores.



Figura 10.2 Detalle de endófito o haustorio. Obsérvese la forma de gancho en el ápice que permite la penetración en el hospedador.

En este sentido, Fineran (1985) considera que el modo en que se establecen estos nexos suelen ser más o menos conservados dentro de Santalales y esto supone que en la mayoría de las familias, incluyendo Schoepfiaceae, el haustorio presenta un patrón morfoanatómico similar y penetra al hospedador en ángulo recto a la superficie de contacto perforando los tejidos hasta alcanzar el cilindro vascular cortical del huésped. Esto se debe, según Dobbins y Kuijt (1974) a que este tipo de uniones suelen ser "tigmotrópicamente sensibles".

El haustorio entonces constituye un endófito u “organo penetrador” que opera como puente entre ambos sistemas vasculares (figura 10.3).

Siguiendo este esquema, el xilema en las raíces de las plantas parásitas queda conectado al cilindro vascular de las hospedadoras a través del endófito que desarrolla una prolongación o cuello en cuyo ápice se encuentra la ventosa que después de perforar los tejidos de las raíces parasitadas se adhiere e inserta en el metaxilema. El cuello o puente presenta abundantes células parenquimáticas y vasculares (figura 4.2) que facilitan la translocación por vía

simplástica de los solutos y líquidos que, tal como se mencionó anteriormente, succiona del cilindro vascular.

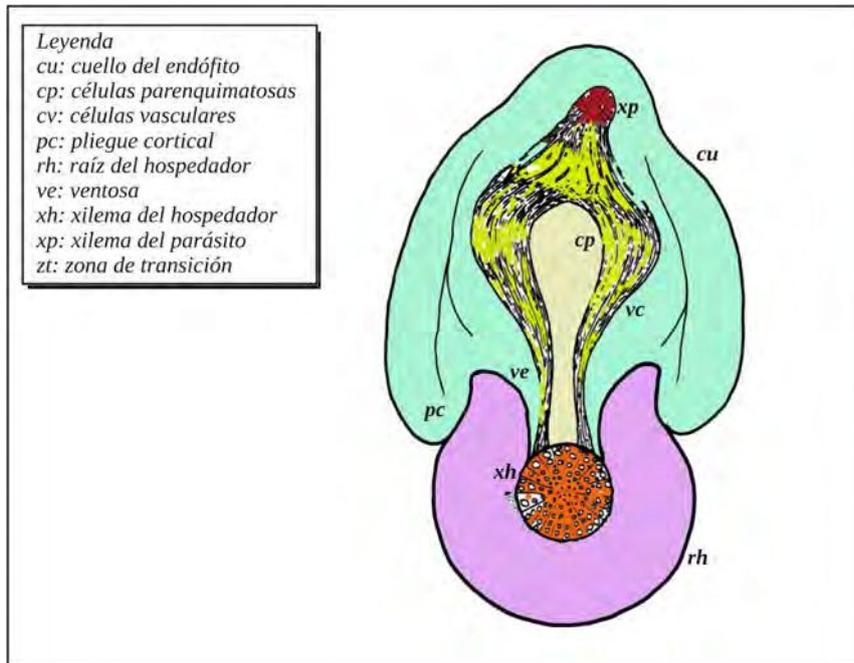


Figura 10.3 Detalle de endófito. Tomado de Fineran (1985).

En trabajos de anatomía comparativos dentro del orden se ha profundizado en el estudio del sistema vascular y en especial se ha discutido acerca de las llamadas floetraqueidas (Benson, 1910). La particularidad de estas células, tal como se mencionó al describir la anatomía del haustorio, son las paredes engrosadas como resultado de la deposición de lignina, la ausencia de núcleos y la presencia de citoplasma y en particular de granulos que según Fineran (1979; 1985) se originan en las vesículas del retículo endoplasmático y se liberan en el citoplasma antes de que las paredes celulares se engrocen y diferencien, permaneciendo incluso en el citosol de las células aun después de la degeneración del núcleo. Estas estructuras han alentado diversas interpretaciones y su ultraestructura y composición química ha sido un tema controversial. La caracterización en *Arjona* de estas células requeriría estudios al microscopio electrónico de transmisión, lo cual constituye un desafío por la relevancia del tema ante la escasa información existente al respecto para las plantas del género.

Hospedadores

Existe evidencia de que la evolución del parasitismo en algunos grupos dentro del orden ha estado asociada a la evolución de las plantas a las que parasita y esto ha implicado la existencia de procesos de coevolución que implican que la especiación de uno y otro han estado conectadas por una trama indisoluble donde forma, tiempo y espacio constituyen variables de un mismo proceso. Las especies de *Misodendrum* (Misodendraceae) son parásitos estrictos (Zavaro *et al.*, 1997) y filogenéticamente asociados a la evolución del género de *Nothofagus*. En Schoepfiaceae, en cambio, no se han reportado relaciones especie-específicas.

No existe en la bibliografía muchas referencias respecto a aquellas especies que parasitan las plantas del género *Arjona*. También es llamativo que existan muy pocas referencias en relación a sus hospedadores en las etiquetas de los materiales de herbario que conforman las colecciones. Esto podría deberse al hecho de que la mayoría de las colectas no parecen haber sido realizadas con gran esmero o que quienes la colectaron, al desconocer que se trataba de un parásito de raíces, las “arrancaron” permaneciendo los haustorios en el corno del hospedador que, por otra parte, resultan difíciles de reconocer (Luna, 2002) si no se sigue el curso del sistema radicular.

En ese sentido, los ejemplares herborizados tampoco han sido colectados con fragmentos de sus hospedadores y en aquellos escasos materiales donde ambos han sido colectados y montados en una misma cartulina, éstos están separados y en ningún caso se evidencian los puntos de ensamble.

Tampoco es frecuente que se mencione en las etiquetas, observaciones relacionadas con las especies cercanas ni con la diversidad de la flora de los ecosistemas donde se han colectado de las que pudieran inferirse posibles hospedadores. No obstante y siendo que algunas de estas especies se encuentran ampliamente distribuidas e incluso ocurren en regiones biogeográficas diferentes, no pareciera existir una relación parásito-hospedador específica pudiendo encontrarse entre estos últimos a plantas tan diversas taxonómicamente y tan distantes filogenéticamente como son las especies de los géneros *Salix sp.* (Salicaceae), *Equisetum sp.* (Equisetaceae), *Empretrum sp.* (Ericaceae), *Mulinum spinosum* (Apiaceae) y

varias pertenecientes a las Gramíneas (Poaceae) entre las que se encuentran *Sorghastrum pellitum*, *Deyeuxia hieronymi* y numerosas especies de *Festuca* spp. y *Stipa* spp.

Al respecto el Dr. Guillermo Martínez Pastur y la Dra. Vanessa Lencinas, investigadores del Centro Austral de Investigaciones Científicas (CADIC) que trabajan en ecología forestal de ecosistemas de Tierra del Fuego, me han asegurado haberla encontrado en ambientes muy diferentes de la isla en territorio argentino que incluyen pastizales, ambientes costeros, arbustales pastoreados e incluso bosques de ñire cortados por castores y vegas húmedas.

Si bien no me ha sido posible establecer los hospedadores para las plantas colectadas en esos ecosistemas, ya que los materiales depositados en el herbario del CADIC carecen de esa información, si me han confirmado haberlos encontrado asociados a comunidades donde priman especies como *Chilotrimum diffusum* (Asteraceae) que ocupan más del 25% de la cobertura vegetal, conjuntamente con otras especies de compuestas como *Hieracium pilosella* y *Taraxacum officinale*, gramíneas como *Poa pratensis* y otros especímenes como *Trifolium repens* (Fabaceae) y *Azorella trifurcata* (Apiaceae). En las vegas en cambio se ha asociado a especies como *Caltha sagittata* (Ranunculaceae).

Como complemento, la capacidad de dispersar los frutos por el viento y las relaciones de mutualismo que se han documentado (Reid, 1991) entre algunas plantas parásitas y ciertas especies de aves frugívoras constituyen hipótesis a explorar en relación a la expansión del área de distribución de las especies del género. Algunos supuestos sobre el modo en que impacta en el nicho ecológico las oportunidades que nuevas áreas de distribución geográficas ofrecen a las especies que en ella se instalan (Illoldi-Rangel y Escalante, 2008) amerita abocarse a este tipo de estudios a partir de modelos matemáticos. Algo similar debería estudiarse en relación a la ocurrencia de estas especies en ambientes antropizados como haciendas o estancias ganaderas, por ejemplo en Tierra del Fuego, y pastizales asociados a tierras de cultivo en la provincia de Buenos Aires. Estas líneas de investigación podrían ser relevantes como presunción, en relación a algunas de las estrategias que le pudieron haber permitido a las especies de *Arjona* colonizar nuevos ecosistemas y, en consecuencia, infestar a diferentes hospedadores.

Etnobotánica

La relación de los seres humanos con el ambiente data de los albores de nuestra historia como sujetos racionales. La idea de clasificar cuanto nos rodea ha acompañado el proceso de hominización y, probablemente, la posibilidad de nombrar a la diversidad de especies con las que compartimos el entorno haya sido parte de la evolución de las diferentes culturas y con ella de las tradiciones legadas de generación en generación (Zavaro Pérez, 2018).

La capacidad de reconocer a aquellas plantas útiles por sus propiedades medicinales, por el valor de sus fibras o por su palatabilidad y valor nutricional da cuenta del modo en que éstas han formado parte de la vida de los pueblos, de su oralidad, de sus ritos y de su historia. El hecho de asignarles un nombre con el cual distinguir las representa un modo de incorporarlas a las tradiciones y de construir sentido en torno a éstas.

No es casual entonces que algunas especies de *Arjona* hayan sido nombradas de diversas maneras por las comunidades que han habitado el territorio en que se distribuyen. En términos etnohistóricos, existe evidencia de registros arqueológicos provenientes de la costa patagónica que sugieren que *A. tuberosa* pudo haber formado parte de la dieta de algunas comunidades originarias radicadas en la costa atlántica centro-septentrional de la provincia de Chubut (Gómez Otero, 2007).

La hipótesis ha sido formulada en atención al contenido de carbohidratos proveniente de sus tubérculos, que han sido reconocidos a partir de microrrestos adheridos a la superficie de artefactos de molienda (Lema *et al.*, 2012) que forman parte de la cultura material recuperada de los sitios de Aquihucó y Michacheo, en la provincia de Neuquén y que datan de aproximadamente 3.700 años aC y de 1.860 años aC de antigüedad respectivamente. La ubicación geográfica de estos sitios es congruente con el área de distribución de *A. tuberosa*.

Según las crónicas de viajeros durante principios del siglo pasado, tanto los tehuelches como los mapuches, recolectaban estas “papas” silvestres que luego eran comidas al rescoldo,

constituyendo una fuente importante de hidratos de carbono. Teniendo en cuenta que los tubérculos suelen ser más turgentes después del mes de marzo y antes de la floración (Domínguez *et al.*, 2020) es posible que esa fuera, precisamente, la época más oportuna para cosecharlos.

Es posible que *A. patagonica* fuese una de las especies del género a las que los mapuches se referían con el nombre de “ageugín” y “yahu-yehuín” (Silva *et al.*, 2004). En Chile, las comunidades actuales descendientes de mapuches reconocen a estas especies por nombres como “saquel” y “chaquil”. Según refiere Silva *et al.* (2004) es común que -incluso en la actualidad- los niños de esas comunidades en territorio de la provincia de Neuquén recolecten sus tubérculos, a los que llaman “papitas”, durante la primavera y principios del verano. Los consumen de diversas maneras, ya sean crudos, a la plancha, cocinados en cenizas, fritos en grasa o hervidos y pisados en forma de puré, destacando que resultan “jugosos” y con un sabor algo dulzón.

Domínguez (2010) destaca el hábito de pueblos como los Aónikenk (Tehuelches), los Selk’nam (Onas), los Yagan (Yamanas), los Kawésqar (Alacalufes) y los Haush originalmente radicados en la patagonia austral, incluyendo la Tierra del Fuego (en territorio argentino y chileno) de recolectar plantas y de usarlas cotidianamente. Los Selk’nam, en Magallanes, denominaban a algunas especies de *Arjona* con el nombre de “téen”, en su lengua originaria (Domínguez *et al.*, 2020). Según los autores, este pueblo las utilizaban tanto crudas como cocidas y pareciera que eran muy apreciadas por ellos, aunque no existe información exhaustiva en torno a su valor nutritivo y palatabilidad.

En el norte de la patagonia argentina y de la llanura pampeana, también algunos pueblos de cazadores-recolectores como los ranqueles, que habitaron áreas de la actual provincia de La Pampa en zonas cercanas a las provincias de San Luis, Córdoba y el sudoeste de Buenos Aires, lo utilizaban en su alimentación y lo llamaron “loopoñi” (Steibel, 1997), que significa “papa de médano”. El término es un vocablo *chedungun* y tienen nexos idiosincráticos con poblaciones de mapuches y de pehuenches inmigrantes como resultado de la expulsión provocada por el avance del hombre blanco en Chile. Otros nombres con los que se le conoce

en Argentina son los de “yaukuna” y “shaküll”. Estos vocablos integran una familia de voces araucanas que son derivadas del tehuelche septentrional *iauküna* (Ramírez y Beloso, 2002).

Algunas de las especies del género, además, son valoradas por la belleza y la delicadeza de sus flores e incluso por su aroma, siendo frecuente las preguntas acerca de su identidad en grupos de aficionados a las plantas en redes sociales como facebook. Según algunos comentarios observados en la red social (figura 11.1) también se les nombra como “macachín”, “chaqui”, “papa del quirincho”.



Figura 11.1 Comentarios acerca de las especies de *Arjona* por aficionados en redes sociales (facebook).

Por otra parte, Martínez Crovetto (1968), Rapoport *et al.* (2001) y Domínguez (2010), han reportado que las hojas y los tallos de algunas especies del género también son utilizadas como forraje o alimento por los herbívoros silvestres. Reid (1991) menciona que algunos muérdagos han establecido relaciones mutualistas con especies de aves frugívoras. Aun cuando no exista evidencia empírica, es posible que algunas de las especies de *Arjona* puedan dispersar sus frutos gracias a aves frugívoras o granívoras e incluso a otras especies de pequeños animales.

En Argentina, además y en particular en las provincias de Buenos Aires y La Pampa, a *A. tandilensis* se le conoce con el nombre de “matatrigo” (Amuchástegui *et al.*, 2003) y de “macachín del trigo” (Dawson, 1967). El nombre refiere al hecho de que esta especie es encontrada con frecuencia parasitando los trigales. Este último nombre también se le ha asignado a *A. tuberosa* (Gómez Otero, 2007). No obstante, no existe certeza de que los nombres vulgares a los que hace referencia la literatura se correspondan indubitablemente con el nombre científico de las especies de *Arjona* a las que hace referencia ya que el hecho de que tanto *A. tuberosa* como *A. patagonica* y *A. tandilensis* hayan sido confundidas, a juzgar por algunas de sus etiquetas de determinación y por el hecho de que algunos autores hayan considerado a unas como combinaciones o sinonimia de las otras, prefiero ser cauteloso al respecto. Profundizar en estos aspectos es otra línea de investigación que resulta llamativa y relevante a la vez.

Conclusiones

Las conclusiones de esta tesis constituyen una recopilación de las ideas centrales desarrolladas a lo largo del documento que, a modo de síntesis, resumen los aportes del trabajo y las decisiones tomadas en torno al género *Arjona*.

- La estructura de las flores y de sus verticilos permiten delimitar al género *Arjona* de *Quinchamalium*, que dentro de Schoepfiaceae, representa el grupo más cercano desde el punto de vista morfológico y filogenético.
- Entre las especies de *Arjona*, el porte de la planta y los patrones de ramificación, el tipo de inflorescencia y la cantidad de flores por inflorescencia, la forma de la hoja y de las brácteas y bracteolas, los patrones de venación y la pubescencia, resultan relevantes en la diagnosis.
- Se describió por primera vez para el género la anatomía del haustorio, del rizoma, tubérculos, vástagos, hojas y patrones de venación. Además se dilucidó la morfología y anatomía del fruto.
- Se definen y consideran para el género *Arjona* un total de ocho especies y dos taxa con categorías infraespecíficas y se actualizó la lista sinonímica.
- Se estableció una nueva especie: *Arjona criptica* C. Zavaro, y dos nuevas variedades *Arjona tandilensis* Kuntze var. *recurvata* C. Zavaro y *Arjona ruscifolia* Poepp. ex Walp. var. *crassifolia* C. Zavaro. Se establecen los holotipos para cada una.
- Se designan lectotipos e isolectotipos para los siguientes binomios: *A. megapotamica*, *A. minima*, *A. patagonica*, *A. pusilla*, *A. schumanniana*, *A. pungens*, *A. tandilensis* var. *tandilensis* y *A. tuberosa*.
- Se designa neotipos e isoneotipos para *A. andina* y *A. ruscifolia* var. *ruscifolia*.

- Los nombres *A. tuberosa* Gay non Cav y *A. brasiliensis* son considerados como *nomen nudum*, en tanto *A. tuberosa* Cav. var. *lanata* Macloskie es considerado un nombre inválido.
- Se restaura la categoría de especie a *A. tandilensis* (anteriormente designada como *A. tuberosa* var. *tandilensis*), a *Arjona patagonica* (reconocida en algunos trabajos como *A. tuberosa* var. *patagonica*) y a *A. ruscifolia* (incluida bajo *A. patagonica*).
- Se corroboran los límites morfológicos de las especies a partir de los siguientes métodos de análisis multivariados: fenograma, análisis de coordenadas principales y análisis de componentes principales. En todos los casos los individuos asignados a cada especie conforman grupos homogéneos sobre la base de sus similitudes.
- Del análisis de los datos morfológicos en base a criterios de homología se obtuvieron tres cladogramas igualmente parsimoniosos con una longitud de 107 pasos y un índice de consistencia de 0,62.
- En los cladogramas obtenidos se corrobora que *Misodendrum* resulta el grupo externo de las especies que conforman la familia Schoepfiaceae en la que se incluyen los géneros *Arjona* y *Quinchamalium*.
- Las especies de *Arjona* conforman un grupo monofilético, confirmando la hipótesis del presente trabajo. Las sinapomorfías que lo corroboran y permiten distinguirlo de su grupo hermano, *Quinchamalium*, son: las brácteas y bracteolas libres que subtienden la base de cada flor, la ausencia de quilla en los lóbulos de la corola, la presencia de tricomas amarillentos por detrás de las anteras en el interior de la garganta de la corola y la presencia de papilas epidérmicas cónicas en el margen de la hoja y en la cara adaxial de la lámina.
- Entre las especies del género *Arjona*, de acuerdo a los resultados de los cladogramas obtenidos, las más plesiomórficas son: *A. pusilla*, *A. chubutensis* y *A. longifolia*. Las especies restantes del género constituyen un grupo monofilético que configuran diferentes topologías en cada uno de los cladogramas obtenidos.

- De la superposición de los trazos individuales se obtuvo un único trazo generalizado que recorre las áreas que conforman la actual Subregión Subantártica y la Subregión Patagónica.
- Los métodos de dispersión - vicarianza (DIVA) y de Áreas ancestrales permitieron establecer que el área ancestral de *Arjona* es la Subregión Subantártica, coincidiendo con trabajos previos que explican el origen de parte de la biota de América del Sur. Se describen eventos vicariantes entre la Subregión Subantártica y la Subregión Patagónica y eventos de dispersión en algunas especies a las restantes subregiones consideradas en el análisis. Además se observa un evento de disyunción en *A. longifolia* que podría ser consecuencia e la ingresión del Mar Paraneano.
- Se mencionan algunas de las especies hospedadoras de *Arjona* y se discute las relaciones históricas relacionadas con el hemiparasitismo.
- Se menciona el valor comestible que algunos pueblos originarios de la patagonia argentina y chilena le otorgaron al tubérculo de ciertas especies del género *Arjona* y cómo algunas de esas tradiciones se han transmitido hasta la actualidad. Se reconocen los siguientes nombres vulgares: ageugín, chaqui, chaquil, loopoñi, macachín, macachín del trigo, matatrigo, papa del quirincho, shaküll, saquel, téen, yahu-yehuín, yaukuna. Los vocablos pertenecen a diferentes idiomas y dialectos regionales.

Recomendaciones

Algunos tópicos sobre el género *Arjona* en los que no ha sido posible profundizar con el detalle que la problemática amerita en esta tesis, se enuncian a continuación como propuestas de trabajo a futuro:

- Profundizar el estudio de los patrones morfológicos en especial en relación a la ontogenia de la flor, atento a la inhibición que presentan algunas especies a formar flores en las ramas laterales, carácter que ha sido considerado como diagnóstico.
- Profundizar el estudio comparativo de la anatomía de las hojas en relación a las particularidades del mesófilo respecto de las condiciones ambientales, así como al proceso asociado a la formación de las raíces caulógenas provistas de haustorios y a los tejidos reactivos que se forman en la base de éstas.
- Profundizar el estudio anatómico de los modos de anclaje de las especies de *Arjona* a sus hospedadores, con el propósito de caracterizar, al microscopio electrónico de transmisión, los tejidos que involucran el contacto entre los sistemas vasculares de parásito y hospedador, en particular las células de floeotraqueidas.
- Profundizar el estudio comparativo de la ultraestructura de la exina del grano polen de las especies de *Arjona* utilizando microscopía electrónica de barrido.
- Profundizar el estudio de la ontogenia de la flor a partir de microscopía electrónica de barrido que permita discernir si existe un proceso de reducción de carpelos y comprender la inconsistencia entre la cantidad de lóculos basales del ovario y las suturas externas del fruto.
- Estudiar si existe algún valor adaptativo que relacione la presencia de tricomas en la cara interna de la corola de las especies de *Arjona* con el proceso de polinización.

- Estudiar las variaciones de gigantismo observado en algunos ejemplares coleccionados en las localidades de El Vatro (Mendoza) que fueron incluidos bajo *A. ruscifolia* var. *ruscifolia*, mediante el estudio de cariotipos bajo la hipótesis de la existencia de poliploidías que pudieran desencadenar eventos de cladogénesis.
- Profundizar el estudio del género *Quinchamalium* a partir de una revisión taxonómica del grupo, que permita someter a consideración su monofilia, incluyendo en el análisis filogenético a la totalidad de las especies de ambos géneros y utilizando como grupo hermano a especies de los géneros *Schoepfia* y *Misodendrum*.
- Profundizar, mediante filogeografía, en los procesos que puedan estar aconteciendo en las poblaciones de *A. criptica* y de *A. tuberosa*. El estudio se propone, de igual manera, para las poblaciones de *A. ruscifolia* var. *ruscifolia*, de *A. patagonica* y de *A. tuberosa*, cuyas áreas de distribución se superponen en la patagonia austral.
- Establecer con certeza, mediante nuevos viajes de campo, la ocurrencia de *A. chubutensis* en la provincia de Chubut (Argentina), de *A. pusilla* en localidades de Bolivia y Perú, así como de *A. longifolia* en el sur de Brasil y eventualmente en el norte de Uruguay.
- Contribuir a la identificación de los hospedadores y de las especies relacionadas con la dispersión de las diásporas de *Arjona* a fin de dilucidar si existen algunas asociaciones específicas planta – agente dispersor, bajo el supuesto de que los tracks de ambas especies pudieran superponerse.
- Modelar los patrones de distribución de las especies de *Arjona* y realizar valoraciones sobre el daño que pudieran ocasionar a los cultivos de interés económico .

El planteo de estas líneas de trabajo y de las hipótesis asociadas que puedan surgir en torno a las premisas que pueden inferirse de las conclusiones a las que se arriba en este trabajo, configuran un nuevo escenario que, a futuro, permitiría profundizar en el estudio de este grupo de especies, teniendo en cuenta la relevancia que reviste por constituir endemismos estrictos de la biota del cono sur de América del Sur.

Bibliografía

- Aldhebiani, A. Y. (2018). Species concept and speciation. *Saudi Journal of Biological Sciences*, 25(3), 437-440.
- Amuchástegui, A., Petryna, L., Cantero, J. J. y Núñez, C. (2003). Plantas parásitas del centro de la Argentina. *Acta Botanica Malacitana*, 28, 37-46. Disponible en: <https://dialnet.unirioja.es/servlet/articulo?codigo=1012838>
- Andrade, E. (2006). Más allá de la dualidad genotipo-fenotipo. Complejidad y autorreferencia. *Ludus vitalis*, 14(25), 3-23. Disponible en: <http://ludus-vitalis.org/ojs/index.php/ludus/article/view/485>
- Anton, A. M. y Zuloaga, F. O. (2012). Flora Argentina. Flora vascular de la república Argentina. Disponible en: <http://www.floraargentina.edu.ar>
- Apodaca, M. J., Crisci, J. V. y Katinas, L. (2015). Andean origin and diversification of the genus *Perezia*, an ancient lineage of Asteraceae. *Smithsonian Contributions to Botany*, 102, 1-28. Disponible en: <http://sedici.unlp.edu.ar/handle/10915/98745>
- Arana, M. D., Ponce, M., Morrone, J. J. y Oggero, A. J. (2013). Patrones biogeográficos de los helechos de las Sierras de Córdoba (Argentina) y sus implicancias en la conservación. *Gayana. Botánica*, 70(2), 358-377. Disponible en: <http://dx.doi.org/10.4067/S0717-66432013000200013>
- Aukema, J. E. (2003). Vectors, viscin and Viscaceae: mistletoes as parasites, mutualists, and resources. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 1(4), 212-219. Disponible en: [https://doi.org/10.1890/1540-9295\(2003\)001\[0212:VVAVMA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1540-9295(2003)001[0212:VVAVMA]2.0.CO;2)
- Ayala, F. (1979). *Mecanismos de la evolución. Evolución*. Barcelona: Editorial Labor, SA.
- Baillon, H. (1862). *Adansonia. Recueil d'observations botaniques*. Paris: H. Baillon et F. Savy.
- Baillon, H. (1868-70). *Traité du Développement de la fleur et du fruit. Adansonia. Recueil Périodique D'Observations Botaniques*. Paris: H. Baillon et F. Savy.
- Barahona, A. y Torrens, E. (2018). El telos aristotélico y su influencia en la biología moderna. *Ludus Vitalis*, 12(21), 161-178.

- Barlow, B. A. (1964). Classification of the Loranthaceae and Viscaceae. *Proceedings of the Linnean Society of New South Wales*, 89, 268–272.
- Barlow, B. A. (1983). Biogeography of Loranthaceae and Viscaceae. En: Calder D.M. y Bernhardt, P. (Eds.). *The Biology of Mistletoes*. (pp. 19–46) Sydney, Aust: Academic
- Barreda, V. y Palazzesi, L. (2007). Patagonian vegetation turnovers during the Paleogene-early Neogene: origin of arid-adapted floras. *The Botanical Review*, 73(1), 31-50. Disponible en: [https://doi.org/10.1663/0006-8101\(2007\)73\[31:PVTDTP\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1663/0006-8101(2007)73[31:PVTDTP]2.0.CO;2)
- Benedetto, J. L. (2010). *El continente de Gondwana a través del tiempo. Una introducción a la Geología Histórica*. Salta: Academia Nacional de Ciencias.
- Benson, M. (1910). Root parasitism in exocarpus (with comparative notes on the haustoria of Thesium). *Annals of Botany*, 4, 667-677.
- Bentham, G. y Hooker, J. D. (1862-1883) *Genera Plantarum: ad exemplaria imprimis in Herbariis Kewensibus servata definita*. London.
- Berchtold, G. y Presl, J. (1829). *O Příkladnosti Rostlin, K dostánj u K.W.* Polska: Endersa
- Blume, C. L. (1849-1851). *Museum botanicum Lugduno-Batavum, sive, Stirpium exoticarum novarum vel minus cognitarum ex vivis aut siccis brevis expositio et descriptio*. Lugduni-Batavorum: E. J. Brill. Disponible en: <https://doi.org/10.5962/bhl.title.274>
- Bremer, K. (1992). Ancestral areas: a cladistic reinterpretation of the center of origin concept. *Systematic Biology*, 41, 436-445. Disponible en: <https://doi.org/10.1093/sysbio/41.4.436>
- Bremer, K. (1995). Ancestral areas: optimization and probability. *Systematic Biology*, 44, 255-259. Disponible en: <https://doi.org/10.2307/2413711>
- Brown, R. (1810). *Prodromus florae Novae Hollandiae et Insulae Van-Diemen, exhibens characteres plantarum*. London: Veneunt a Redaction Isidis. Disponible en: <https://doi.org/10.5962/bhl.title.6720>
- Cabrera, A. L. y Willink, A. (1973). *Biogeografía de América latina*. Washington DC: Programa Regional de Desarrollo Científico y Tecnológico.
- Cabrera, A. L. y Zardini, E. M. (1979). *Manual de la flora de los alrededores de Buenos Aires*. Buenos Aires: Acme.
- Camin, J. H. y Sokal, R. R. (1965). Method for deducing branching sequences in phylogeny. *Evolution*, 19, 311-326. Disponible en: <https://doi.org/10.2307/2406441>
- Caponi, G. (2011a). Las raíces del programa adaptacionista. *Scientiae Studia*, 9(4), 705-738. Disponible en: <https://doi.org/10.1590/S1678-31662011000400001>

- Caponi, G. (2011b). Los taxones como tipos: Buffon, Cuvier y Lamarck. *História, Ciências, Saúde-Manguinhos*, 18(1), 15-31. Disponible en: <https://doi.org/10.1590/S0104-59702011000100002>
- Caponi, G. (2016). Los linajes biológicos como individuos. *Ludus Vitalis*, 19(35), 17-48. Disponible en: <http://ludus-vitalis.org/ojs/index.php/ludus/article/view/117>
- Cavanilles, A. J. (1797). *Icones et Descriptiones Plantarum. Quae aut Aut Sponte in Hispania Crescunt, Aut in Hortis Hospitantur*. Madrid: Matrity ex Regia Tipographia.
- Chlonova, A. F., (1962). Some morphological types of spores and pollen grain from Upper Cretaceous of the eastern part of the west Siberian lowland. *Pollen Spores*, 298–309.
- Colmeiro, M. (1858). La botánica y los botánicos de la Península Hispano-Lusitana: estudios bibliográficos y biográficos. Madrid: Imprenta y estereotipia de M. Rivadeneyra.
- Craw, R. C. (1988). Continuing the synthesis between panbiogeography, phylogenetic systematics and geology as illustrated by empirical studies on the biogeography of New Zealand and the Chatham Islands. *Systematic Zoology*, 37, 291-310. Disponible en: <https://doi.org/10.1093/sysbio/37.3.291>
- Craw, R. C. y Page, R. (1988). Panbiogeography: Method and metaphor in the new biogeography. Ho, E. M- y Fox, S. W. (Eds). *Evolutionary processes and metaphors*. (p. 163-189). Chichester: John Wiley and Sons.
- Crisci, J. V. (1981). La especie: realidad y conceptos. Simposia de las Sextas Jornadas Argentinas de Zoología. Reimpreso en: Llorente-Bousquets, J. y Luna, E. I. (Comps.) *Taxonomía Biológica*, México: Fondo de Cultura Económica.
- Crisci, J. V. y López-Armengol, M. F. (1983). *Introducción a la teoría y práctica de la taxonomía numérica*. Washington: OEA.
- Crisci, J. V., Cigliano, M. M., Morrone, J. J. y Roig-Nuñent, S. (1991). Historical Biogeography of Southern South America. *Systematic Zoology* 40, 152–71. Disponible en: <https://doi.org/10.1093/sysbio/40.2.152>
- Crisci, J. V. y Morrone, J. J. (1992). A comparison of biogeographic models: a response to Bastow Wilson. *Global Ecology and Biogeography Letters*, 174-176.
- Crisci, J. V. y Morrone, J. J., (1995). Morfología, moléculas y la historia de la vida. De ortodoxias y herejías. Evolución e historia de la vida. *Innovación y Ciencia*, 4(1), 58-63.
- Crisci, J. V., Katinas, L. y Posadas, P. (2000). *Introducción a la teoría y práctica de la biogeografía histórica*. Buenos Aires: Sociedad Argentina de Botánica.

- Crisci, J. V., Katinas, L. y Posadas, P. (2003). *Historical Biogeography: an introduction*. Cambridge: Harvard University Press.
- Crisci, J. V., Apodaca, M. J. y Katinas, K. (2019). El fin de la Botánica, *Revista del Museo de La Plata* 4(1), 41-50. Disponible en: <https://publicaciones.fcnym.unlp.edu.ar/rmlp/article/view/2352>
- Crisci J. V., Katinas, L., Apodaca, M.J. y Hoch, P. C. (2020). The End of Botany. *Trends in Plant Science* 25, 1173–1176. Disponible en: <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2020.09.012>
- Croizat, L. (1952). *Manual of phytogeography*. La Haya: Junk's Gravenhage.
- Croizat, L. (1958). *Panbiogeography*. Vols. 1, 2. Caracas: Publicado por el autor.
- Croizat, L. (1964). *Space, time, form: the biological synthesis*. Caracas: Publicado por el autor.
- Cron, G. V., Balkwill, K. Y. y Knox, E. B. (2007). A multivariate analysis of variation in *Cineraria lobata* L'Hér. and *C. ngwenyensis* Cron. *South African Journal of Botany*, 73, 530-545. Disponible en: <https://doi.org/10.1016/j.sajb.2007.04.067>
- Cronquist, A. (1981). *An integrated system of classification of flowering plants*. New York: Columbia University Press.
- Cronquist, A. (1988). *The evolution and classification of flower plants*. New York: The New York Botanical Garden, Bronx, NY.
- Danser, B. H. (1955). Supplementary notes on the Santalaceous genera *Dendromyza* and *Cladomyza*. *Nova Guinea, new series*, 6, 261-277.
- Darwin, C. (1872). *The origin of species*. London: John Murray
- Dávila-Newman, G. (2006). El razonamiento inductivo y deductivo dentro del proceso investigativo en ciencias experimentales y sociales. *Laurus*, 12, 180-205. Disponible en: <https://www.redalyc.org/pdf/761/76109911.pdf>
- Dawson, G. (1944). Las Santaláceas Argentinas. *Revista del Museo de La Plata*, 6(23), 5-80.
- Dawson, G. (1967). Santalaceae. En: Cabrera A. (Ed.) *Flora de la Provincia de Buenos Aires*. III. INTA. 35-37.
- Dawson, G. (1984). Santalaceae. IV. En: Correa, M.N. (Ed.) *Flora patagónica* (p. 31-35). Buenos Aires: INTA.
- de Candolle, A. P. y de Candolle, A. (1824-1873). *Prodromus Systematis Naturalis Regni Vegetabilis, sive, Enumeratio contracta ordinum generum specierumque plantarum huc*

- usque cognitarium, juxta methodi naturalis, normas digesta. Parisii :Sumptibus Sociorum Treuttel et Würtz, <https://doi.org/10.5962/bhl.title.286>
- de Candolle, A. P. y de Candolle, A. (1844). *Theorie elementaire de la botanique*. París: Libraire Encyclopédique de Roret.
- de Candolle, A. (1857). *Prodromus Systematis Naturalis Regni Vegetabilis, sive, Enumeratio contracta ordinum generum specierumque plantarum huc usque cognitarium, juxta methodi naturalis, normas digesta*. Parte XIV., París: Sumptibus Sociorum Treuttel et Wurtz, 1824-73. Disponible en: <http://www.biodiversitylibrary.org/item/109211>
- de Jussieu, A. L. (1789). *Genera Plantarum: secundum ordines naturales disposita. Juxta Methodum in Horto regio parisiensi exaratam*, París: Vindobonae. Disponible en: <https://doi.org/10.5962/bhl.title.284>
- de Luna, E. y Mishler, B. D. (1996). El concepto de homología filogenética y la selección de caracteres taxonómicos. *Botanical Sciences*, 59, 131-146. Disponible en: <https://doi.org/10.17129/botsci.1511>
- Decaisne, J. (1853). *Voyage au Pole Sud et dans l'Océanie sur les corvettes l'Astrolabe et la Zélée: exécuté par ordre du roi pendant les années 1837, 1838, 1839, 1840, sous le commandement de M. J. Dumont d'Urville, Capitaine de vaisseau*. Botanique. París: Gide et J. Baudry (Eds.). Disponible en: <http://www.biodiversitylibrary.org/item/39606>
- Decaisne, J. (1857). Note sur l'organogenie floral du poirier. *Bull. Soc. Bot. France* 4, 338-342.
- Der, J. P. y Nickrent, D. L. (2008). A Molecular Phylogeny of Santalaceae (Santalales), *Systematic Botany*, 33(1), 107-116. Disponible en: <http://dx.doi.org/10.1600/036364408783887438>
- Díaz Soto, M. (2018). Filosofía, filosofía de las ciencias y la cuestión del realismo. *Alpha*, 46, 199-214. Disponible en: <http://dx.doi.org/10.4067/S0718-22012018000100199>
- Dobbins, D. R. y Kuijt, J. (1974). Anatomy and fine structure of the mistletoe haustorium (*Phthirusa pyrifolia*). I. Development of the young haustorium. *American Journal of Botany*, 61(5), 535-543.
- Domínguez, E. (2010). Flora de interés etnobotánico usada por los pueblos originarios: Aónikenk, Selk'Nam, Kawésqar, Yagan y Haush en la Patagonia Austral. *Dominguezia*, 26 (2), 19-29.

- Domínguez, E., León, P., Morales, A. y Vergara, C. (2020). Arjona patagónica Homb. & Jacq. ex Decne: Plantas nativas comestibles: fuente potencial de nuevos cultivos. Ficha Técnica INIA Kampenaike.
- Douglas, G. E. (1944). The inferior ovary. *Botanical Review*, 10(3), 125-186. Disponible en: <http://www.jstor.org/stable/4353300>
- Douglas, G. E. (1957). The inferior ovary II. *Botanical Review*, 23(1), 1-46. Disponible en: <http://www.jstor.org/stable/4353556>
- Endlicher, S. (1836-1840). *Genera plantarum secundum ordines naturales disposita*. Vindobonae: Apud F. Beck. Disponible en: <https://doi.org/10.5962/bhl.title.728>
- Engler, A. y Prantl, K. (1887–1935). *Die Natürlichen Pflanzenfamilien nebst ihren Gattungen und wichtigeren Arten, insbesondere den Nutzpflanzen, unter Mitwirkung zahlreicher hervorragender Fachgelehrten (in German)*. Leipzig: W. Engelmann. Disponible en <https://doi.org/10.5962/bhl.title.4635>
- Engler, A. y Diels, L. (1936). *A. Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien: eine Übersicht über das gesamte Pflanzensystem, mit besonderer Berücksichtigung der Medizinal- und Nutzpflanzen, nebst einer Übersicht über die Florenreiche und Florengebiete der Erde, zum Gebrauch bei Vorlesungen und Studien über spezielle und Medizinisch pharmazeutische Botanik*. Stuttgart: Gebrüder Borntraeger.
- Erdtman, G. (1952). *Pollen morphology and plant taxonomy-Angiosperms*. New York: Haffner Publishing Company, New York.
- Farabee, M. J. (1988). Systematics of Aquilapollens and selected Upper Cretaceous and Tertiary pollen. Ph.D. dissertation, University of Oklahoma. Norman.
- Farabee, M. J. (1991). Botanical affinities of some triprojectacites fossil pollen. *American Journal of Botany*, 78(9), 1172-1181.
- Farris J. S. (1970). Method for computing Wagner trees. *Systematic Zoology*, 19(1), 83-92.
- Fineran, B. A. (1979). Ultrastructure of differentiating graniferous tracheary elements in the haustorium of exocarpus bidwillii (Santalaceae). *Protoplasma*, 98(3), 199-221.
- Fineran, B. A. (1985). Graniferous tracheary elements in haustoria of root parasitic angiosperms. *The Botanical Review*, 51(4), 389-441.
- Folguera, G. y Lipko, P. (2007). La teoría sintética y la población como (única) unidad evolutiva. *Filosofia e Historia da Biologia*, 2(1), 191-202. Disponible en: <http://www.abfhib.org/FHB/FHB-02/FHB-v02-12.html>

- Folguera, G. y Marcos, A. (2013). El concepto de especie y los cambios teóricos en biología. *Ludus Vitalis*, 21(39), 1-25. Disponible en: <https://ri.conicet.gov.ar/handle/11336/24919>
- Font Quer (2020). *Diccionario de Botánica*. Barcelona: Ed. Planeta.
- Frigotto M. L. (2018). Novelty in Evolution. En: Frigotto (Comp.) *Understanding Novelty in Organizations*. (pp. 15-52). London: Palgrave Macmillan, Cham. Disponible en: https://doi.org/10.1007/978-3-319-56096-0_2
- Ganders, F. R. (1979). The biology of heterostyly. *New Zealand Journal of Botany*, 17(4), 607-635.
- Ganong, W. F. (1901). The cardinal principles of morphology. *Bot. Gaz.*, 31, 426-434. Disponible en: <https://www.journals.uchicago.edu/doi/pdf/10.1086/328124>
- García, P. S., Lazzari, L. L. y Pérez, R. H. (2000). Objetivo de la ciencia, verdad y medidas de incertidumbre. *Cuadernos del CIMBAGE*, 3, 1-10. Disponible en: <https://www.redalyc.org/pdf/462/46200301.pdf>
- Gay, C. (1849). *Historia Física y Política de Chile, Botánica*. Tomo V. París: E. Thunot y C^a.
- Gillespie, R. G., Bennett, G. M., De Meester, L., Feder, J. L., Fleischer, R. C., Harmon, L. J., ... y Wogan, G. O. (2020). Comparing adaptive radiations across space, time, and taxa. *Journal of Heredity*, 111(1), 1-20. Disponible en: <https://doi.org/10.1093/jhered/esz064>
- Ginnobili, S. y Blanco, D. (2007). Gould y Lewontin contra el programa adaptacionista: elucidación de críticas. *Scientiae Studia*, 5(1), 35-48. Disponible en: <https://doi.org/10.1590/S1678-31662007000100003>
- Giussani, L. M., Nicora, E. y Roig, F. (2000). *Poa durifolia* y su relación con el patrón fenético de *Poa* Sect. *Dioicopoa* (*Poaceae*). *Darwiniana* 38(1-2), 47-57. Disponible en: <https://www.jstor.org/stable/23223862>
- Goin, F. J., Gelfo, J. N., Chornogubsky, L., Woodburne, M. O. y Martin, T. (2012). Origins, Radiations, and Distribution of South American Mammals: From Greenhouse to Icehouse Worlds. En: Pateron, B.D. y Costa, L. P (Eds.) *Bones, Clones, and Biomes* (pp. 20-50). University of Chicago Press.
- Goloboff, P. A. (1995). Parsimony and weighting: a reply to Turner and Zandee. *Cladistics*, 11, 91-104. Disponible en: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0748300705800076>

- Goloboff, P. A., Mattoni, C. I. y Quinteros, A. S. (2006). Continuous characters analyzed as such. *Cladistics* 22, 589–601. Disponible en: <https://doi.org/10.1111/j.1096-0031.2006.00122.x>
- Goloboff, P. A. y Catalano, S. A. (2016). TNT version 1.5, including a full implementation of phylogenetic morphometrics. *Cladistics*, 32(3), 221-238. Disponible en: <https://doi.org/10.1111/cla.12160>
- Goloboff, P. A., Torres, A., Arias, S. (2018). Parsimony and model based phylogenetic methods for morphological data: comments on O'Reilly et al. (2017). *Palaeontology*, 1-6. Disponible en: [doi:10.1111/pala.12353](https://doi.org/10.1111/pala.12353)
- Gómez Otero, J. (2007). Isótopos estables, dieta y uso del espacio en la costa atlántica centro-septentrional y el valle inferior del río Chubut (Patagonia, Argentina). En: Morello, F., Martinic, M., Prieto, A. y Bahamonde, G. (Eds). *Arqueología de Fuego-Patagonia. Levantando piedras, desenterrando huesos y develando arcanos* (pp. 151-161). Punta Arenas, Chile: Ediciones CEQUA.
- González Bueno, A. (1998). *Los sistemas de clasificación de los seres vivos*. Madrid: Ediciones AKAL.
- Gonzales Figueroa, H. y Gonzales Molfino, H. M. (2020). Los paradigmas biológicos que unificaron la biología actual. *Tradición, segunda época*, (20), 54-59.
- Google LLC (2020). Google Earth Pro. 7.3.4.8248 (64 bit) OpenGL. Microsoft Windows (6.2.9200.0).
- Gould, S. J. y Lewontin, R. C. (1979). The spandrels of San Marco and the panglossian paradigm: A critique of the adaptationist programme. En: Sober, E. (Ed.), *Conceptual Issues in Evolutionary Biology*. (pp. 73-90). Massachusetts: The Mit Press, Bradford Books. Disponible en: <https://doi.org/10.1098/rspb.1979.0086>
- Gower, J. (1971). A general coefficient of similarity and some of its properties. *Biometrics* 27, 857-872. Disponible en: <https://www.jstor.org/stable/2528823?seq=1>
- Goyenechea, I. y Contreras-Ramos, A. (2007). Controversias en Sistemática Filogenética. En: Contreras-Ramos, A., Cuevas, C., Goyenechea, I. y Iturbe, U. (Eds.). *La Sistemática, base del conocimiento de la biodiversidad*. (pp. 47-54). Hidalgo: Universidad Autónoma de Hidalgo.

- Greer, J. M., Puetz, J., Thomas, K. R. y Capecchi, M. R. (2000). Maintenance of functional equivalence during paralogous Hox gene evolution. *Nature*, 403(6770), 661-665. Disponible en: <https://www.nature.com/articles/35001077>
- Grehan, J. R. (1988a). Panbiogeography: Evolution in space and time. *Rivista di Biologia, Biological Forum* 81, 469-498.
- Grehan, J. R. (1988b). Biogeographic homology: Ratites and the southern beeches. *Rivista di Biologia, Biological Forum*, 81, 577-587.
- Gregoire, V. (1931). La valeur morphologique des carpelles dans les Angiospermes. *Bull. Acad. Belgique V. 17*, 1286-1302.
- Gutiérrez-Yurrita, P. J. (2001). De la importancia epistemológica del concepto biológico de especie. *Ciencia y Mar*, 14, 19-23.
- Hauman, L., y Hunziker, A. T. (1984). *Los géneros de fanerógamas de Argentina: claves para su identificación*. Sociedad Argentina de Botánica,.
- Hammer, Ø., Harper, D. y Ryan, P. (2001). PAST: paquete de programas de estadística paleontológica para enseñanza y análisis de datos. *Palaeontol. Electron*, 4(1),1-9. Disponible en: https://www.uv.es/~pardomv/pe/2001_1/past/spain.htm
- Haro, J. J. (2011). Métodos de cladismo y cladismo estructural. Disponible en: http://perso.wanadoo.es/jjdeharo/sistematica/curso/s6.htm#_Toc471623654
- Hechem, V., Acheritobehere, L. y Morrone, J. J. (2011). Patrones de distribución de las especies de *Cynanchum*, *Diplolepis* y *Tweedia* (Apocynaceae: Asclepiadoideae) de América del Sur austral. *Revista de Geografía Norte Grande*, 48, 45-60. Disponible en: <http://dx.doi.org/10.4067/S0718-34022011000100004>
- Henderson, A. J. (2005). A multivariate study of *Calyptrogyne* (*Palmae*). *Systematic Botany* 30(1), 60-83. Disponible en: <https://doi.org/10.1600/0363644053661913>
- Henderson, A. J. (2006). Traditional morphometrics in plant systematics and its role in palm systematics. *Botanical Journal of the Linnean Society* 151, 103-111. Disponible en: <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2006.00526.x>
- Hernández Sampieri, R., Fernández Collado, C. y Baptista Lucio, P. (1997). *Metodología de la Investigación*. México: Mc. Graw Hill.
- Hennig, W. (1966). *Phylogenetics systematics*. Illinois: University of Illinois Press, Urbana.
- Hesterberg, T. (2011). Bootstrap. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Computational Statistics*, 3(6), 497-526. Disponible en: <https://doi.org/10.1002/wics.182>

- Hewson, H. J. y George, A. S. (1984). *Santalaceae. Flora of Australia*. XXII., 29-67. Canberra: Australian Government Publishing Service.
- Hickey, L. (1974). Clasificación de la arquitectura de las hojas de dicotiledóneas. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, 16(1-2), 1-26.
- Hiepko, P. (1979). A revision of Opiliaceae I. Genera of the eastern Old World, excluding *Opilia*. *Willdenowia*, 9, 13–56. Disponible en: <https://www.jstor.org/stable/3996116>
- Hiepko, P. (1982). A revision of Opiliaceae II. *Opilia* Roxb. *Willdenowia*, 12, 161–182. Disponible en: <https://www.jstor.org/stable/3995926>
- Hiepko, P. (1985). A revision of Opiliaceae III. *Urobotrya* Stapf. *Botanische Jahrbücher*, 107, 137–152.
- Hiepko, P. (1987). A revision of Opiliaceae IV. *Rhopalopilia* Pierre and *Pentarhopalopilia* (Engler). *Nov. Botanische Jahrbücher*, 108, 271–291.
- Hiepko, P. (2000). Opiliaceae. *Flora Neotropica Monograph*, 82, 1–53.
- Hieronimus, G. (1881). Sertum Sanjuaninum o descripciones de plantas fanerógamas y criptógamas vasculares, recolectadas por el Dr. Saile Echegaray en la Provincia de San Juan., *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias en Córdoba*. IV. Buenos Aires: Litogr. Guillermo Kraít.
- Hieronymus, G. (1889). Santalaceae. En: Engler, A. y Prantl, K. (Eds.). *Die Natürlichen Pflanzenfamilien*. (pp. 202–227). Leipzig: W. Engelmann.
- Hooker, J. D. (1847). *The Botany of the Antarctic Voyage of H. M. Discovery ships Erebus and Terror in the years 1839-1843 under the command of captain Sir James Clark Ross*. London: Reeve, Brothers, King William Street, Strand.
- Huelsenbeck, J. P. y Ronquist, F. (2001). MRBAYES: Bayesian inference of phylogenetic trees. *Bioinformatics*, 17, 754–755. Disponible en: <http://146.6.100.192/users/CH391L/Handouts/MRBAYES.pdf>
- Illoldi-Rangel, P. y Escalante, T. (2008). De los modelos de nicho ecológico a las áreas de distribución geográfica. *Biogeografía*, 3, 7-12.
- Jaccard P. (1900). Contribution au problème de l'immigration post-glaciare de la flore alpine. *Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles*, 36, 87-130.
- Jacquinet, M. (1852). *Voyage au Pole Sud et dans l'Océanie sur les corvettes l'Astrolabe et la Zélée: exécuté par ordre du roi pendant les années 1837, 1838, 1839, 1840, sous le*

- commandement de M. J. Dumont d'Urville, Capitaine de vaisseau. Botanique II Plantes Vasculaires.* París: Gide et J. Baudry.
- Jarzen, D. M. (1977). Aquilapollenites and some santalalean genera, a botanical comparison. *Grana* 16, 29–39.
- Jolliffe, I. (2005). Principal Component Analysis. En: Everitt, B. S. y Howell, D. C. (Eds.). *Encyclopedia of Statistics in Behavioral Science.* (pp. 1-4). Indianapolis: Wiley Online Library. Disponible en: <https://doi.org/10.1002/0470013192.bsa501>
- Katinas, L., Morrone, J. J. y Crisci, J. V. (1999). Track analysis reveals the composite nature of the Andean biota. *Australian Journal of Botany*, 47(1), 111-130.
- Kiesling, R. (1994). *Flora de San Juan. República Argentina.* Vol. I. 60-62. En: Vazquez Manzini (Eds.). Buenos Aires.
- Kitching, I. J., Forey, P., Humphries, J. y Williams, D. M. (1998). *The theory and practice of parsimony analysis. Cladistics.* Oxford: University Press. Second Edition.
- Klimovsky, G. (1995). *Las desventuras del conocimiento científico.* Buenos Aires: A-Z Editora.
- Kuijt, J. (1968). Mutual affinities of Santalalean families. *Brittonia*, 20, 136-147. Disponible en: <https://doi.org/10.2307/2805616>
- Kuijt, J. (1969). *The biology of parasitic flowering plants.* Berkeley: University of California Press.
- Kuijt, J. (1977). Haustoria of phanerogamic parasites. *Annual Review of Phytopathology*, 15(1), 91-118. Disponible en: <https://doi.org/10.1146/annurev.py.15.090177.000515>
- Kuijt, J. (2015). Santalales. En: Kuijt, J. y Hansen, B. (eds.), The families and genera of vascular plants., Vol. 12. *Flowering plants: Eudicots; Santalales, Balanophorales.* (pp. 1-189) Switzerland: Springer.
- Kuntze, O. (1893). *Revisio Generum Plantarum: secundum leges nomenclaturae internationales cum enumeratione Plantarum Exoticarum.* Parte III. Leipzig: Arthur Felix. Disponible en: <http://www.biodiversitylibrary.org/bibliography/327>
- Lanteri A. A. y Cigliano M. M. (2006). *Sistemática Biológica: fundamentos teóricos y ejercitaciones.* La Plata: Universidad de La Plata.
- Legendre P. y Legendre, L. (1998). *Numerical ecology: developments in environmental modelling.* Amsterdam: Elsevier.

- Lema, V. S., Della Negra, C. y Bernal, V. (2012). Explotación de recursos vegetales silvestres y domesticados en Neuquén: implicancias del hallazgo de restos de maíz y algarrobo en artefactos de molienda del Holoceno tardío. *Magallania*, 40(1), 229-247. Disponible en: <http://dx.doi.org/10.4067/S0718-22442012000100013>
- Lobreau-Callen, D. (1982). Structure et affinités polliniques des Cardiopterygaceae, Dipentodontaceae, Erythropalaceae et Octoknemataceae. *Bot. Jahrb. Syst.*, 103, 371–412.
- Llorente-Bousquets, J. y Michán Aguirre, L. (2000). El concepto de especie y sus implicaciones para el desarrollo de inventarios y estimaciones en biodiversidad. En: Martín-Piera, F., Morrone, J. J. y Melic, A. (Eds.) *Hacia un Proyecto CYTED para el Inventario y Estimación de la Diversidad Entomológica en Iberoamérica: PrIBES* (pp. 87-96). Zaragoza: Sociedad Entomológica Aragonesa.
- Londoño, G. C., Lavalett, L., Galindo, P. y Afanador, L. (2007). Uso de métodos multivariantes para la agrupación de aislamientos de *Colletotrichum* spp con base en características morfológicas y culturales. *Revista de la Facultad Nacional de Argonomía de Medellín*, 60, 3671-3690. Disponible en: <https://revistas.unal.edu.co/index.php/refame/article/view/24360>
- López Laphitz, R.M., Ezcurra, C. y Vidal-Russell, R. (2015). Revisión taxonómica del género sudamericano *Quinchamalium* (Schoepfiaceae). *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, 50, 235-246. Disponible en: <https://ri.conicet.gov.ar/bitstream/handle/11336/12005/v50n2a10.pdf?sequence=2>
- Losos, J. B. y Mahler, D. L. (2010). Adaptive radiation: the interaction of ecological opportunity, adaptation, and speciation. *Evolution since Darwin: the first*, 150, 381-420.
- Luna, M. L. (2002). El parasitismo en las plantas. *Museo*, 16, 63-66. Disponible en: <http://sedici.unlp.edu.ar/handle/10915/49823>
- Macbride, J. F. (1937). Flora of Perú, *Field Museum of Natural History. Botanical Series*, Vol. XIII, part II., Chicago.
- Macklin, J. (2000). *A systematic revision of the Santalaceae R. Br. of Southeast Asia*. Ph. D. dissertation. Dublin, Ireland: Trinity College.
- Macklin, J. y Parnell, J. (2000). An introduction to the Santalaceae R. Br. of Thailand. *Thailand Forestry Bulletin*, 28, 112–122.

- Macklin, J. y Parnell, J. (2002). An account of the Santalaceae of Thailand. *Thailand Forestry Bulletin*, 30, 75–115. Disponible en: <https://li01.tci-thaijo.org/index.php/ThaiForestBulletin/article/view/25207>
- Macloskie, G. (1905). *Santalaceae*. The Flowering Plants, Spermatophyta or Phanerogamia, Flora Patagónica V. En: Scott, W. (Ed.). *Reports of the Princeton University Expeditions to Patagonia 1896-1899*” Vol. VIII, 1. Botany. Princeton: N. J. The University.
- Macloskie, G. y Dusén, P. (1914). Revision of Flora Patagonica. Botany. *Reports of the Princeton University Expeditions to Patagonia 1896-1899*, Vol. VIII, Supplement. Princeton: N. J. The University.
- Macphail, M. y Cantrill, D. J. (2006). Age and implications of the Forest Bed, Falkland Islands, southwest Atlantic Ocean: Evidence from fossil pollen and spores. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 240(3-4), 602-629.
- Malme, G. (1928). *Arkiv för Botanik utgivet av K. Svenska Vetenskapsakademien*, 22A(7), 3, pl. 1.
- Malumíán, N. y Náñez, C. (2011). The Late Cretaceous–Cenozoic transgressions in Patagonia and the Fuegian Andes: foraminifera, palaeoecology, and palaeogeography. *Biological Journal of the Linnean Society*, 103(2), 269-288.
- Markgraf, V., Romero, E., Villagrán, C. (1996). History and paleoecology of South American *Nothofagus* forests. En: Veblen, T. T., Hill, R. S. (Eds.). *The Ecology and Biogeography of Nothofagus Forests*. (pp. 354-386) New Haven: Yale University Press.
- Martínez Crovetto, R. (1968). Estudios etnobotánicos: Nombre de plantas y su utilidad según los indios Onas de Tierra del Fuego. *Etnobiológica. Facultad de Agronomía y Veterinaria. Universidad Nacional del Norte*, 3, 1-20.
- McNeill, J., Barrie, F. R., Buck, W. R., Demoulin, V., Greuter, W., Hawksworth, D. L., Herendeen, P. S., Knapp, S., Marhold, K., Prado, J., Prud'homme Van Reine, W. F., Smith, G. F., Wiersema, J. H. y Turland, N. J. (Eds.) (2012). *International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (Melbourne Code)*. Adopted by the Eighteenth International Botanical Congress Melbourne, Australia, July 2011. Regnum Vegetabile 154. Königstein: Koeltz Scientific Books.
- Meneses, R. I., Stephan, G. y Anthelme, F. (2015). *La Cordillera Real y sus plantas*. Bolivia: Herbario Nacional de Bolivia

- Miers, J. (1978) [1880]. On some genera of Olacaceae (Plates V-VII). *The Journal of the Linnean Society. Botany*, XVII. London: Taylor & Francis. Disponible en: <http://www.biodiversitylibrary.org/item/8370>
- Molina, G. I. (1782). *Saggio sulla Storia Naturale del Chili*. Bologna: Nella Stamperia di S. Tommaso d'Aquino.
- Moore, D. (1981). Chromosomes numbers of Fuegian angiosperms. *Boletim da Sociedade Broteriana*, 53, 995-1012.
- Moore, D. (1983). *Flora de Tierra del Fuego*. Anthony Nelson, England Missouri Botanical Garden.
- Morrone, J. J., Cigliano, M. M. y Crisci, J. V. (1992). Cladismo y diversidad biológica. *Ciencia Hoy*, 4(21), 26-34.
- Morrone J. J. (1994). Distributional patterns of species of Rhytirrhini (Coleoptera: Curculionidae) and the historical relationships of the Andean provinces. *Global Ecology and Biogeography Letters*, 4, 188–194. Disponible en: <https://doi.org/10.2307/2997650>
- Morrone, J. J., & Crisci, J. V. (1995). Historical biogeography: introduction to methods. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 26(1), 373-401.
- Morrone, J. J. (2001a). *Biogeografía de América Latina y el Caribe*. Zaragoza: Gorfi, S.A.
- Morrone, J. J. (2001b). A Proposal Concerning Formal Definitions of the Neotropical and Andean Regions. *Biogeographica*, 77, 65–82. Disponible en: <http://pascal-francis.inist.fr/vibad/index.php?action=getRecordDetail&idt=14094504>
- Morrone, J. J. (2002). El espectro del dispersalismo: de los centros de origen a las áreas ancestrales. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, 61(3-4), 1-14.
- Morrone, J. J. (2004). Panbiogeografía, componentes bióticos y zonas de transición. *Revista Brasileira de Entomologia*, 48(2), 149-162. Disponible en: <https://doi.org/10.1590/S0085-56262004000200001>
- Morrone, J. J. (2009). *Evolutionary biogeography: An integrative approach with case studies*. Nueva York: Columbia University Press.
- Morrone, J. J. (2013). *Sistemática: fundamentos, métodos, aplicaciones*. México DF: UNAM.
- Morrone, J. J. (2014). Biogeographical regionalisation of the Neotropical region. *Zootaxa*, 3782(1), 1-110. Disponible en: <https://www.biotaxa.org/Zootaxa/article/view/zootaxa.3782.1.1>

- Morrone, J. J. (2015). Biogeographical regionalisation of the Andean region. *Zootaxa*, 3936(2), 207-236. Disponible en: <https://www.biotaxa.org/Zootaxa/article/view/zootaxa.3936.2.3>
- Muñoz Pizarro, C. (1944). El itinerario de don Claudio Gay. *Anales Museo Nacional de Historia Natural*, 22, 27-44.
- Narendra, P. M. y Fukunaga, K. (1977). A branch and bound algorithm for feature subset selection. *IEEE Computer Architecture Letters*, 26(9), 917-922. Disponible en: <https://doi.ieeecomputer society.org/10.1109/TC.1977.1674939>
- Naudin, C. (1855). Observations relatives 'a la nature des vrilles et a la structure de la fleur chez les Cucurbitacees. *Ann. Sci. Nat. IV. Bot.*, 4, 5-19.
- Nickrent, D. L. y Franchina, C. R. (1990). Phylogenetic relationships of the Santalales and relatives. *Journal of Molecular Evolution*, 31(4), 294-301.
- Nickrent, D. L., Duff, R. J., Colwell, A. E., Wolfe, A. D., Young, N. D., Steiner, K. E. y de Pamphilis, C. (1998). Molecular phylogenetic and evolutionary studies of parasitic plants. En: Soltis, D., Soltis, P. y Doyle, J. (Eds.). *Molecular Systematics of Plants II. DNA sequencing*. (pp. 211-241). Boston: Kluwer Academic Publ.
- Nickrent, D. L. y García, M. A. (2009). On the brink of holoparasitism: Plastome evolution in dwarf mistletoes (*Arceuthobium*, Viscaceae). *J. Molec. Evol.* 68, 603–615.
- Nickrent, D. L., Malécot, V., Vidal-Russell, R. y Der, J. P. (2010). A revised classification of Santalales. *Taxon*, 59(2), 538–558. Disponible en: <https://doi.org/10.1002/tax.592019>
- Nickrent, D. L., Anderson, F. y Kuijt, J. (2019). Inflorescence evolution in Santalales: Integrating morphological characters and molecular phylogenetics. *Amer. J. Bot.* 106, 402–414. <https://doi.org/10.1002/ajb2.1250>
- Nickrent, D. (2020). Parasitic angiosperms: How often and how many?. *Taxon*, 69, 5-27. <https://doi.org/10.1002/tax.12195>
- Noriega, J. A., Santos, A. M., Aranda, S. C., Calatayud, J., de Castro, I., Espinoza, V. R., Horreo, J. L., Medina, N., Peláez, M. L. y Hortal, J. (2015). ¿Cuál es el alcance de la crisis de la Taxonomía? Conflictos, retos y estrategias para la construcción de una Taxonomía renovada. *Revista IDE@-SEA*, 9, 1-16. Disponible en: http://sea-entomologia.org/IDE@/revista_09.pdf

- Ochoa, C. y Barahona, A. (2016). El debate entre Cuvier y Geoffroy, y el origen de la homología y la analogía. *Ludus Vitalis*, 17(32), 37-54. Disponible en: <http://ludus-vitalis.org/ojs/index.php/ludus/article/view/243>
- Orfila, E. N. (1976). Sinopsis de las Misodendraceae de la Argentina y Chile. *Revista de la Facultad de Agronomía de la Universidad de La Plata, serie 2*, 52(1-2), 37-62.
- Orfila, E. N. (1978). Misodendraceae de la Argentina y Chile. *Fundación Elías y Ethel Malamud, Bs.As.*, 1-73.
- Ortega-Caro, C. (2019). Socio-epistemic mechanisms and scientific practices in the critical rationalism of Karl Popper. *Discusiones Filosóficas*, 20(34), 91-111. Disponible en: <https://doi.org/10.17151/difil.2019.20.34.5>
- Ortiz-Jaureguizar, E. y Cladera, G. A. (2006). Paleoenvironmental Evolution of Southern South America during the Cenozoic. *Journal of Arid Environments*, 66, 498-532. Disponible en: <http://dx.doi.org/10.1016/j.jaridenv.2006.01.007>
- Page, R. (1987). Graphs and generalized tracks: Quantifying Croizat's panbiogeography. *Systematic Zoology*, 36, 1-17.
- Palacio, F. X., Apodaca, M. J. y Crisci, J. V. (2020). *Análisis multivariado para datos biológicos: teoría y su aplicación utilizando el lenguaje R*. Buenos Aires: Fundación Azara.
- Palomino Castro, C. A. (2019). La cuestión del método científico. Crítica epistemológica al inductivismo en los contextos de descubrimiento y justificación. *Éxegesis*, 10(1), 75-80. Disponible en: <http://revistas.uigv.edu.pe/index.php/exegesis/article/view/632>
- Philippi, R. A. (1862). Botánica. Sertum Mendocino. Catálogo de las plantas colectadas cerca de Mendoza y en el camino entre esta y Chile por el portezuelo del Portillo, por Don Wenceslao Díaz en los años de 1860 y 1861. *Anales de la Universidad de Chile*, tomo 21, 389-497. Disponible en: [doi:10.5354/0717-8883.2010.2575](https://doi.org/10.5354/0717-8883.2010.2575)
- Philippi, R. A. (1864-1865). Plantarum Novarum Chilensium centuriae, inclusis quibusdam Mendocinus et Patagonicis. *Linnaea, Journal für die Botanik in ihrem ganzen Umfange*, 33, 1-308. Berlin: F. Dümmler. Disponible en: <http://www.biodiversitylibrary.org/bibliography/626>
- Philippi, R. A. (1873). Descripción de las plantas nuevas incorporadas últimamente en el herbario chileno. *Anales de la Universidad de Chile*, 43(1), 1-105. Disponible en: <https://anales.uchile.cl/index.php/ANUC/article/view/26663>

- Philippi, F. (1881). *Plantarum Vascularium Chilensium*, *Anales de la Universidad de Chile*, Santiago de Chile: Imprenta Nacional.
- Pilger, R. (1906). Santalaceae Andinae. En: Engler, A. (Ed.). *Botanische Jahrbücher für Systematik Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie*, 37, 298. Disponible en: <http://www.Biodiversity library.org/bibliography/60>
- Pilger, R. (1930). Einigen neue Santalaceae aus Südamerika, *Notizblatt des Königl. Botanischen Gartens und Museums zu Berlin*, 10(100), 1029-1032.
- Pimentel, R. y Riggins, R. (1987). The nature of cladistics data. *Cladistics*, 3(3), 201-209. Disponible en: <https://doi.org/10.1111/j.1096-0031.1987.tb00508.x>
- Platnick, N. I. (1991). On areas of endemism. *Aust. Syst. Bot.* 4, 11-12.
- Pöpper, K. R. (1968). *The Logic of Scientific Discovery*. New York: Harper and Row.
- Pöpper, K. R. (1972). *Conocimiento objetivo*. Madrid: Tecnos.
- Pöpper, K. R. (1983). Conjeturas y refutaciones: el desarrollo del conocimiento científico. Barcelona: Paidós. Disponible en: <http://hdl.handle.net/123456789/553>
- Pöpper, K. R. (1985). Realismo y el objetivo de la ciencia. Madrid: Tecnos.
- QGIS.org. (2021). QGIS 3.16. Geographic Information System Installation Guide. QGIS Association. Disponible en: <https://github.com/qgis/QGIS/blob/master/INSTALL.md>
- Ramírez, C. y Beloso, C. (2002). *Usos tradicionales de las plantas en la meseta patagónica*. Puerto Madryn: CENPAT-CONICET-ICBG, J. Bot. de la Patagonia Extraandina.
- Ramos, V. A. (1989). The Birth of Southern South America. *American Science*, 77, 444–450. Disponible en: <https://www.jstor.org/stable/27855933>
- Rao, L. (1942). Parasitism in the Santalaceae. *Annals of Botany*, 6(21), 131-150. Disponible en: <http://www.jstor.org/stable/42906857>
- Rapoport, E. H., Ladio, A. H. y Sanz, E. H. (2001). Plantas nativas comestibles de la Patagonia Andina. Argentino-Chilena, Parte I. Programa de Extensión Universitaria, Universidad Nacional del Comahue, Bariloche.
- Reid N. (1991). Coevolution of mistletoes and frugivorous birds. *Australian Journal of Ecology*, 16, 457–469. Disponible en: <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.1991.tb01075.x>
- Reig, O. A. (1982). The reality of biological species: a conceptualistic and a systemic approach. En: Los, J. y Pfeifer, H. (Eds.). *Proceedings of the 6th. International*

- Congress of Logic, Methodology and Philosophy of Science*. (pp. 479-499). Dordrecht: D. Reidel Publishing Co.
- Rendle, A. B. (1925). *The classification of flowering plants, Dicotyledons*. Cambridge: Cambridge University Press. Disponible en: <https://doi.org/10.5962/bhl.title.95518>
- Restrepo C, Sargent S, Levey D. J. y Watson D. M. (2002). The role of vertebrates in the diversification of New World mistletoes. En: Levey D. J., Silva, W. R. y Galetti, M, (Eds.). *Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation* (pp. 83-98). Oxford: CAB International Press.
- Richard, L. C. (1808). *Démonstrations Botaniques. Ou Analyse du Fruit Considéré en General*. París: Chez Gabon et C^o Libraires, Place de École de Médecine.
- Rodríguez, F. (2012). Subjetividad en la ciencia: crítica a la razón neo-positivista. *Revista Arbitrada Orinoco, Pensamiento y Praxis*, (1), 6-15. Disponible en: <https://dialnet.unirioja.es/servlet/articulo?codigo=3922813>
- Roffé, A. J. (2020). El estatus fáctico de la cladística: aportes desde una reconstrucción estructuralista. *Metatheoria, Revista de Filosofía e Historia de la Ciencia*, 11(1), 53-72. Disponible en: <http://www.metatheoria.com.ar/index.php/m/article/view/264>
- Ronquist, F. (1996). DIVA versión 1.1. Computer program and manual available by anonymous FTP from Uppsala University.
- Ronquist, F. y Huelsenbeck, J. (2003). MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics* 19, 1572–1574. Disponible en: <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btg180>
- Ruggiero, A. (2001). Interacciones entre la biogeografía ecológica y la macroecología: aportes para comprender los patrones espaciales en la diversidad biológica. En: Llorente-Bousquets, J. E. y Morrone, J. J. (Eds). *Introducción a la biogeografía histórica en latinoamérica: teorías, conceptos, métodos y aplicaciones*. (pp. 81-94). México: Las Prensas de las Ciencias, UNAM.
- Sanmartín, I., Enghoff, H. y Ronquist, F. (2001). Patterns of animal dispersal, vicariance and diversification in the Holarctic. *Biological Journal of the Linnean Society*, 73, 345-390. Disponible en: <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2001.tb01368.x>
- Schulz, A. (1890). Beiträge zur Kenntnis der Bestäubungseinrichtungen und Geschlechtsverteilung bei den Pflanzen II. 161.

- Silva, F., Ullrich, T., Hartman, P., Medina, H., Moraga, L. y Saini, G. (2004). Plantas Medicinales de la región de Aysen-Chile. *Boletín Latinoamericano y del Caribe de Plantas Medicinales y Aromáticas*, 3(2), 36-45. Disponible en: <https://www.redalyc.org/pdf/856/85630206.pdf>
- Skottsberg, C. (1917). Zur Morphologie und Systematik der Gattung Arjona Cav., En: Lotsy, J. (Ed.). *Botanisches Centralblatt; referierendes Organ der Association Internationale des Botanistes für das Gesamtgebiet der Botanik*. Jena.
- Skottsberg, C. (1940). Notas sobre el género Arjona. *Revista Universidad*, 25, 103-108.
- Smith, R. J. (2009). Use and misuse of the reduced major axis for line-fitting. *American Journal of Physical Anthropology*, 140(3), 476-486. Disponible en: doi: <https://doi.org/10.1002/ajpa.21090>
- Sneath, P. H. y Sokal, R. R. (1973). *Numerical Taxonomy. The Principles and Practice of Numerical Classification*. San Francisco: Freeman Ca.
- Spegazzini, C. (1901). *Contribución al Estudio de la Flora de Tandil*. La Plata: Sesé, Larrañaga y Renovales.
- Spegazzini, C. (1902). Nova Addenda ad Floram Patagonicam III y IV. *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires*, 7(2), 135-308. Disponible en: <http://www.biodiversitylibrary.org/item/50840>
- Slatkin, M. (1994). Flujo génico y estructura de las poblaciones. *Ecological Genetics*, 1-11. Disponible en: <http://evolucion.fcien.edu.uy/Lecturas/Slatkin1994.pdf>
- Stamatakis, A. (2014). RAxML Version 8: A tool for phylogenetic analysis and post-analysis of large phylogenies. *Bioinformatics*, 30, 1312–1313. Disponible en: <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btu033>
- Stamos, D. (2003). *The Species Problem: Biological Species, Ontology, and the Metaphysics of Biology*. Maryland: Lexington Books.
- Stauffer, H. U. y Hürlimann, H. (1957). Santalales-Studien III. Amphorogyne, eine weitere Santalaceen-Gattung aus Neukaledonien. *Vierteljahrsschrift der Naturforschenden Gesellschaft in Zürich*, 102, 337-349.
- Stauffer, H. U. (1959). Revisio Anthobolearum. *Mitteilungen aus dem Botanisches Museum der Universität Zürich*.
- Stauffer, H. U. (1968). Spirogardnera, eine neue Santalaceen gattung aus West-Australien. *Mitteilungen aus dem Botanisches Museum der Universität Zürich*, 240, 305-309.

- Stauffer, H. U. (1969). Amphorogyneae, eine neue tribus der Santalaceae. *Mitteilungen aus dem Botanisches Museum der Universität Zürich*, 242, 49-76.
- Stearn, W. T. (1972). *Kunkeliella*, a new genus of *Santalaceae* in the Canary Islands. *Cuaderno Botanica Canariensis*, 16, 11-26.
- Steibel, P. E. (1997). Nombres y usos de las plantas aplicados por los indios Ranqueles de La Pampa (Argentina). *Revista de la Facultad de Agronomía*, 9(2), 1-40.
- Stevens, P. F. (1991). Character states, morphological Variation, and phylogenetic analysis: a review. *Systematic Botany*, 16(3), 553-583. Disponible en: <https://www.jstor.org/stable/2419343>
- Su, H., Hu, J., Anderson, F. E., Der, J. P. y Nickrent, D. L. (2015). Phylogenetic relationships of Santalales with insights into the origins of holoparasitic Balanophoraceae. *Taxon*, 64, 491-506. <https://doi.org/10.12705/643.2>
- Toulmin, S. (2007). *Los usos de la argumentación*. Barcelona: Ediciones Península.
- Turland, N. J., Wiersema, J. H., Barrie, F. R., Greuter, W., Hawksworth, D. L., Herendeen, P. S., Knapp, S., Kusber, W. H., Li, D. Z., Marhold, K., May, T. W., McNeill, J., Monro, A. M., Prado, J., Price, M. J. y Smith, G. F. (Eds.). (2018). *International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (Shenzhen Code) adopted by the Nineteenth International Botanical Congress Shenzhen, China, July 2017*. Regnum Vegetabile 159. Glashütten: Koeltz Botanical Books. Disponible en: <https://doi.org/10.12705/Code.2018>
- Van Tieghem, P. (1868). Recherches sur la structure du pistil. *Ann. Sci. Nat. V. Bot.*, 9, 153-226.
- Vidal-Russell, R. y Nickrent, D. L. (2008a). Evolutionary relationships in the showy mistletoe family (Loranthaceae). *American Journal of Botany*, 95(8), 1015-1029. Disponible en: <https://doi.org/10.3732/ajb.0800085>
- Vidal-Russell, R. y Nickrent, D. L. (2008b). The first mistletoes: origins of aerial parasitism in Santalales. *Molecular phylogenetics and evolution*, 47(2), 523-537. Disponible en: <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2008.01.016>
- Vidal-Russell, R. (2019). Phylogenetic relationships in *Arjona* (Schoepfiaceae) hemiparasitic herb from Southern South America. *Systematic Botany*, 44(3), 592–599. Disponible en: <https://doi.org/10.1600/036364419X15620113920626>
- Villagrán, C. (2018). Biogeografía de los bosques subtropical-templados del sur de Sudamérica. Hipótesis históricas. *Magallania (Punta Arenas)*, 46(1), 27-48.

- Wagner W. H. (1961). Problems in the classification of ferns. *Recent Advances in Botany*, 1, 841-844.
- Walpers, W. G. (1843). *Santalaceae* R.Br. En: Meyen, F., *Novorum Actorum Academiae Caesareae Leopoldino-Carolinae Naturae Curiosorum, Observationes Botanicas*. XIX. Supl. 1. Disponible en: <http://www.biodiversitylibrary.org/item/132270>
- Whitfield, J. B. y Lockhart, P. J. (2007). Deciphering ancient rapid radiations. *Trends in Ecology & Evolution*, 22, 258–265.
- Westwood, J. H., Yoder, J. I., Timko, M. P. y de Pamphilis, C. W. (2010). *The evolution of parasitism in plants*. *Trends in Plant Science*, 15(4), 227–235. Disponible en: doi:10.1016/j.tplants.2010.01.004
- Zardoya, R., Sánchez-Gracia, A. y Rozas Liras, J. A. (2017). Filogenómica y genómica de la adaptación. *Boletín de la Sociedad Española de Bioquímica y Biología Molecular*, 2017, 194, 9-14. Disponible en: <https://core.ac.uk/download/pdf/158607976.pdf>
- Zavaro Pérez, C. A., Crisci, J. V. y Morrone, J. J. (1997). Synopsis and cladistics of the genus *Misodendrum* (Misodendraceae, Santalales). *Fontqueria*, 48, 225-239. Disponible en: <http://sedici.unlp.edu.ar/handle/10915/111156>
- Zavaro Pérez, C. A. (2017). Aspectos epistemológicos sobre la clasificación biológica y la praxis de la sistemática filogenética. *Ludus Vitalis*, 25(48), 29-48. Disponible en: <http://www.ludus-vitalis.org/ojs/index.php/ludus/article/view/752>
- Zavaro Pérez, C. A. (2018). ¿Saber sobre la naturaleza o naturaleza del saber? La ciencia y la filosofía como lectura de la realidad. *Ludus Vitalis*, 26(50) 275-278. Disponible en: <http://ludus-vitalis.org/ojs/index.php/ludus/article/viewFile/812/818>
- Zink, R. M., Blackwell-Rago, R. C. y Ronquist, F. (2000). The shifting roles of dispersal and vicariance in biogeography. *Proceedings of the Royal Society of London*, 267, 497–503. Disponible en: <https://doi.org/10.1098/rspb.2000.1028>
- Zuloaga, F. O. y Morrone, O. (1999). Catálogo de las plantas vasculares de la República Argentina. II. Dicotyledoneae. *Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Garden.*, 74, 1-1269.
- Zuloaga, F., Morrone, O. y Belgrano, M. (2008). Flora del Cono Sur. Catálogo de las Plantas Vasculares. Buenos Aires: Instituto Botánica Darwinion. Disponible en: <http://www.darwin.edu.ar/proyectos/floraargentina/fa.htm>
- Zunino, M. y Zullini, A. (1995). *Biogeografia: La dimensione spaziale dell'evoluzione*. Milán: Casa Editrice Ambrosiana.

Repositorios consultados

SEDICI. Repositorio Institucional de la Universidad Nacional de La Plata. Disponible en:
<http://sedici.unlp.edu.ar/>

TROPICOS. Tropicos.org. Missouri Botanical Garden. Disponible en: <https://tropicos.org>.

IPNI. International Plant Names Index. Disponible en: <https://www.ipni.org/>

BHL. Biodiversity Heritage Library. Disponible en: <https://www.biodiversitylibrary.org/>

Anexos

Anexo 1. Matriz de datos de los análisis multivariados (fenograma, análisis de coordenadas principales y análisis de componentes principales) de las especies de *Arjona*

Especies	Ejemplar	Caracteres																																									
		Acrónimo																																									
<i>A. tuberosa</i>	CORD 88795	TUB01	12,8	2	1	1	0	0	1	4	3	1	1	2	1	1	0	1	0	4	8,3	2	0	3	3	2	10	11,0	3,0	4	2	7,9	4,0	4	3	3,0	1,5	1,7	5,0	2,9	1,9	7,6	0,4
<i>A. tuberosa</i>	BA 7678	TUB02	9,5	2	1	0	0	1	4	3	1	1	2	1	1	0	1	0	4	6,3	1,0	3	3	2	10	12,0	2,7	3	2	9,5	3,5	4	3	3,4	1,5	1,0	5,5	2,5	1,7	4,5	0,2		
<i>A. tuberosa</i>	LP 913	TUB03	14,5	2	1	0	0	1	4	3	1	1	2	1	1	0	1	0	4	6,5	1,4	3	3	2	9	15,0	2,6	4	2	8,2	2,5	4	3	2,3	2,0	1,6	5,6	4,5	2,2	16,3	0,3		
<i>A. tuberosa</i>	CORD 88873	TUB04	7,3	2	1	0	0	1	4	3	1	1	2	1	1	0	2	0	4	5,5	1,3	3	3	2	8	13,4	2,0	4	2	9,3	2,7	4	3	2,6	2,0	1,7	4,5	1,7	1,6	12,3	0,3		
<i>A. tuberosa</i>	BA 31/1699	TUB05	8,0	2	1	0	0	1	4	3	1	1	2	1	1	0	1	0	4	6,5	1,6	3	3	2	12	14,0	2,4	4	2	6,5	2,6	4	3	3,0	1,8	1,3	3,4	1,5	1,2	8,5	0,2		
<i>A. tuberosa</i>	MERL 25544	TUB06	9,4	2	1	0	0	1	4	3	1	1	2	1	1	0	2	0	4	7,5	1,0	3	3	2	10	16,5	2,2	4	2	8,5	2,4	4	3	2,6	2,0	1,3	4,5	2,5	1,9	12,1	0,2		
<i>A. tuberosa</i>	LP 3301	TUB07	9,3	2	1	0	0	1	4	3	1	1	2	1	1	0	1	0	4	8,0	2,2	3	3	2	8	10,0	2,5	4	2	6,5	3,4	4	3	2,7	2,0	1,3	3,7	1,5	2,1	7,0	0,1		
<i>A. criptica</i>	LP s/n (Vidal 45)	CRT01	10,5	1	3	1	0	1	3	4	3	1	2	2	1	0	2	0	4	6,5	2,5	3	1	2	14	12,0	2,0	5	1	7,3	2,9	3	3	3,4	1,5	1,4	4,5	2,0	1,6	11,0	0,4		
<i>A. criptica</i>	LP 11258	CRT02	8,0	1	3	1	0	1	3	1	4	1	2	2	1	0	2	0	1	11,0	3,2	3	1	2	11	15,0	3,2	5	2	8,7	5,0	4	3	3,5	2,0	1,6	3,5	1,7	2,1	6,5	0,4		
<i>A. criptica</i>	BA 40890	CRT03	11,4	1	3	1	0	1	3	4	3	1	2	2	1	0	2	0	4	11,7	2,1	3	3	2	10	14,5	2,5	5	1	9,2	3,9	4	3	3,5	1,5	1,0	3,5	1,6	1,8	14,5	0,5		
<i>A. criptica</i>	LP 11240	CRT04	10,7	1	3	1	0	1	3	4	3	1	2	2	1	0	2	0	4	7,2	1,7	3	3	2	10	12,0	2,4	3	1	8,5	4,5	4	3	2,7	1,5	1,5	3,5	1,8	1,7	10,5	0,6		
<i>A. criptica</i>	LP 11284	CRT05	12,8	1	3	1	0	1	3	4	3	1	2	2	1	0	2	0	4	12,0	2,5	3	3	2	17	11,0	2,5	4	1	9,5	5,2	4	3	4,0	2,8	2,0	4,5	1,4	1,6	10,6	0,7		
<i>A. criptica</i>	SI 208815	CRT06	7,5	1	3	1	0	1	3	4	3	1	2	2	1	0	1	0	4	7,1	1,5	3	3	2	9	16,5	3,0	4	2	9,2	3,0	4	3	4,0	1,5	1,3	5,5	2,2	2,1	13,7	0,6		
<i>A. tandilensis</i>	LP 209	TAN01	10,5	1	2	1	1	0	3	2	1	2	3	1	1	0	1	0	3	5,3	0,2	3	2	3	9	13,0	2,5	4	2	8,2	2,5	3	3	3,7	1,4	1,3	4,5	2,8	1,6	9,5	0,4		
<i>A. tandilensis</i>	LP 38475	TAN02	12,5	1	4	1	1	3	2	1	2	3	1	1	0	1	0	2	5,7	0,5	3	2	3	9	14,0	2,5	3	2	9,0	3,5	3	3	3,7	1,5	1,4	5,5	2,4	2,1	8,0	0,4			
<i>A. tandilensis</i>	BA 20855	TAN03	19,8	1	4	1	0	3	2	1	3	1	1	0	1	0	2	6,7	1,1	3	2	1	13	13,3	2,9	2	2	11,2	3,5	3	3	3,4	1,5	1,3	4,5	2,5	1,9	12,6	0,4				
<i>A. tandilensis</i>	SI 122049	TAN04	14,0	1	2	1	1	0	3	2	1	3	1	1	0	1	0	2	5,5	0,7	3	2	1	11	11,0	2,2	4	2	7,2	1,7	3	3	3,2	1,7	1,7	3,3	1,8	2,0	8,2	0,2			
<i>A. tandilensis</i>	CORD 88889	TAN05	13,0	1	2	1	1	0	3	2	1	3	1	1	0	1	0	3	9,5	0,7	3	2	1	11	14,5	3,5	4	2	9,0	3,2	3	3	3,4	1,8	1,7	3,7	1,5	2,1	12,1	0,3			
<i>A. tandilensis</i>	LP 1049	TAN06	8,9	1	2	1	1	0	3	2	1	2	3	1	1	0	1	0	3	4,0	0,7	3	3	3	9	11,8	2,0	4	2	7,2	2,6	3	3	3,4	1,8	1,2	3,6	1,5	1,4	8,2	0,3		
<i>A. tandilensis</i>	LP 929039	TAN07	5,9	2	2	1	0	3	2	1	2	3	1	1	0	1	0	2	3,8	0,7	3	2	3	10	15,5	1,9	2	2	7,2	2,5	3	3	3,6	1,7	1,2	4,8	1,5	2,1	7,2	0,2			
<i>A. tandilensis</i> v.	CORD 88797	TAN08	8,2	2	2	1	0	3	2	1	3	1	1	0	1	0	2	6,0	1,2	3	2	1	10	12,0	1,8	4	2	8,5	2,5	3	3	3,1	1,8	1,2	5,5	2,6	1,9	7,5	0,2				
<i>A. tandilensis</i> v.	CORD 88798	TAN09	17,6	1	4	1	0	3	2	1	3	1	1	0	2	0	3	6,5	0,6	3	2	1	15	17,2	2,5	4	2	9,2	2,5	3	2,8	2,0	1,8	8,0	2,0	2,2	15,6	0,5					
<i>A. tandilensis</i> v.	LP 45007	TAN10	11,2	1	4	1	0	1	3	2	1	2	1	1	0	2	0	3	6,3	0,8	3	2	1	10	12,0	2,0	3	2	8,0	2,1	3	3,0	1,5	1,2	3,8	0,9	1,7	8,5	0,2				
<i>A. tandilensis</i> v.	SI 212740	TAN11	20,2	1	2	1	0	0	3	1	1	2	1	1	0	2	0	2	6,5	1,4	3	3	15	13,5	2,2	3	2	10,3	2,8	3	3	3,5	1,7	1,2	6,7	1,7	1,7	10,3	0,3				
<i>A. tandilensis</i> v.	MERL 2813	TAN12	14,5	1	4	1	1	3	1	1	2	1	1	0	1	0	2	4,7	0,8	3	2	3	12	11,5	1,9	3	2	9,5	2,3	3	2,3	1,2	1,0	3,6	1,5	2,1	11,0	0,3					
<i>A. tandilensis</i> v.	CTES 152043	TAN13	21,4	1	4	1	0	1	3	2	1	2	2	1	0	1	0	2	8,2	2,0	3	2	3	9	11,7	1,7	4	2	7,8	3,5	3	2,6	1,5	1,7	4,0	2,0	1,5	9,5	0,2				
<i>A. tandilensis</i>	MERL 22993	TAN14	9,3	1	3	1	0	1	3	2	1	3	1	3	2	1	0	2	6,0	1,0	3	3	1	8	12,0	2,0	2	2	7,2	1,9	3	4	3,3	1,6	1,2	4,7	1,6	1,4	11,8	0,4			
<i>A. tandilensis</i>	LP 19572	TAN15	15,6	1	4	1	0	1	3	2	1	2	2	1	2	0	1	0	2	8,5	1,2	3	2	3	10	11,7	1,6	3	2	8,2	2,5	3	2,5	1,7	1,0	3,0	1,0	1,8	11,0	0,2			
<i>A. tandilensis</i> v. <i>recurvata</i>	LP 676175	TAR01	16,5	1	2	1	1	0	3	1	4	1	2	1	1	0	2	0	1	6,7	1,3	3	2	3	9	14,5	2,0	3	2	8,0	3,2	3	3	3,1	1,6	1,4	3,6	1,5	1,8	11,0	0,2		

Lista de caracteres y sus estados empleados en los análisis multivariados.

- 01.- Altura de la planta
- 02.- Tipo de ramificación: (1) laxa, (2) más o menos laxa, (3) compacta
- 03.- Patrón de ramificación: (1) candelabro, (2) candelabro laxo, (3) fruticuloso, (4) ramoso, (5) aparasolado
- 04.- Plano de las ramificaciones: (1) ascendente, (2) procumbente
- 05.- Patrón aracnoideo: (0) no aracnoidea, (1) aracnoidea
- 06.- Ramas floríferas: (0) usualmente estériles, (1) siempre floríferas
- 07.- Hojas en las ramas: (1) comprimidas, (2) más o menos comprimidas, (3) no comprimidas
- 08.- Pubescencia de las ramas: (1) glabra, (2) glabrescente, (3) pubérula, (4) pubescente
- 09.- Forma de las hojas: (1) lineal, (2) lineal-oblonga, (3) lanceolada, (4) ovado-lanceolada, (5) ovada
- 10.- Coloración de las hojas: (1) verdes amarillentas, (2) verde oscuras
- 11.- Relación de las hojas entre sí: (1) yuxtapuestas, (2) más o menos distantes, (3) distantes entre sí
- 12.- Base de las hojas: (1) sentadas pero nunca adnatas, (2) adnatas, (3) semiamplexicaules
- 13.- Mucrón en el ápice de la hoja: (1) mucronada, (2) mucronulada
- 14.- Color del mucrón: (1) amarillento, (2) marrón
- 15.- Plano de las hojas: (0) no patente, (1) patente
- 16.- Proyección de las hojas: (1) no recurvada, (2) recurvada, (3) incurvada
- 17.- Suculencia de las hojas: (0) no suculentas, (1) crasas
- 18.- Pubescencia de las hojas: (1) glabras, (2) glabrescentes, (3) pubérulas, (4) pubescentes
- 19.- Largo de las hojas
- 20.- Ancho de las hojas
- 21.- Cantidad de nervios en las hojas
- 22.- Prominencia de la venación: (1) no prominente, (2) prominente sólo la vena central, (3) todas prominentes
- 23.- Coloración de la venación: (1) verde-amarillenta, (2) blanquecina, (3) oscura
- 24.- Cantidad de flores en la inflorescencia
- 25.- Largo de las flores
- 26.- Ancho de las flores
- 27.- Pubescencia externa de las brácteas: (1) glabra, (2) glabrescente, (3) pubérula, (4) pubescente, (5) tomentosa
- 28.- Ápice de las brácteas: (1) acuminado, (2) mucronado-aristado, (3) apiculado
- 29.- Largo de las brácteas
- 30.- Ancho de las brácteas
- 31.- Pubescencia de las bracteolas: (1) glabrescente, (2) pubérula, (3) pubescente, (4) tomentosa
- 32.- Forma de las bracteolas: (1) lanceolada, (2) ovado-lanceolada, (3) ovada, (4) deltoidea
- 33.- Largo de las bracteolas
- 34.- Largo del ovario
- 35.- Ancho del ovario
- 36.- Largo de los lóbulos de la corola
- 37.- Ancho de los lóbulos de la corola
- 38.- Largo de las anteras
- 39.- Largo del estilo
- 40.- Largo del estigma

Anexo 2. Contribución de los *eigenvalue* al Análisis de Componentes Principales

PC	<i>Eigenvalue</i>	<i>% variance</i>
01	8,32843	20,821
02	5,00368	12,509
03	3,96067	9,9017
04	2,93598	7,3399
05	2,55989	6,3997
06	2,1426	5,3565
07	1,99895	4,9974
08	1,60996	4,0249
09	1,39874	3,4969
10	1,14445	2,8611
11	1,0573	2,6432
12	0,847376	2,1184
13	0,679773	1,6994
14	0,658498	1,6462
15	0,565953	1,4149
16	0,526791	1,317
17	0,508851	1,2721
18	0,472233	1,1806
19	0,425033	1,0626
20	0,398213	0,99553
21	0,33758	0,84395
22	0,307713	0,76928
23	0,270678	0,67669
24	0,231249	0,57812
25	0,213282	0,53321
26	0,18907	0,47267
27	0,171336	0,42834
28	0,170422	0,42605
29	0,15612	0,3903
30	0,127367	0,31842
31	0,115147	0,28787
32	0,101008	0,25252
33	0,0936826	0,23421
34	0,0759241	0,18981
35	0,0559894	0,13997
36	0,0449469	0,11237
37	0,0389773	0,097443
38	0,0370339	0,092585
39	0,0210051	0,052513
40	0,018095	0,045238

Lista de caracteres y sus estados empleados en el análisis cladístico.

- 01.- Tipo de rizoma: a) ausente [0], b) suberecto [1], c) rastrero [2].
- 02.- Porte de la planta: a) robusta [0], b) erguida no grácil [1], c) erguida grácil [2].
- 03.- Tipo de ramificación: a) fruticuloso [0], b) candelabro [1], c) candelabro laxo [2], aparasolada [3].
- 04.- Aspecto y disposición de las ramas: a) no aracnoidea [0], b) aracnoidea [1].
- 05.- Presencia de flores en las ramas laterales: a) siempre floríferas [0], b) usualmente estériles [1].
- 06.- Forma del tubérculo: a) ausente [0], b) ovoide [1], c) fusiforme [2].
- 07.- Disposición del tubérculo en relación al rizoma: a) ausente [0], b) perpendicular [1], c) no perpendicular [2].
- 08.- Forma de las catáfilas del rizoma: a) sin catáfilas [0], b) ovadas [1], c) ovado-lanceoladas [2].
- 09.- Pubescencia del vástago: a) glabro [0], b) pubérulo [1], c) pubescente [2].
- 10.- Posición de las ramas: a) ascendentes [0], b) procumbentes [1].
- 11.- Forma de las hojas: a) ovado-lanceolada [0], b) linear [1], c) lanceolada [2].
- 12.- Inserción de las hojas en el vástago: a) séstil pero no adnata [0], b) adnata [1], c) semiamplexicaule [2].
- 13.- Distancia relativa entre las hojas: a) distantes entre sí (más de 1 mm) [0], b) no distantes (hasta 1 mm) [1].
- 14.- Disposición de las hojas: a) no imbricadas [0], b) imbricadas [1], c) yuxtapuestas [2].
- 15.- Textura de las hojas: a) papirácea [0], b) coriácea [1], c) crasa [2].
- 16.- Margen de las hojas: a) no revoluto [0], b) revoluto [1].
- 17.- Plano de las hojas: a) plana [0], b) incurvada [1], c) patente [2].
- 18.- Posición de las hojas en relación al tallo: a) no reflexa [0], b) reflexa [1].
- 19.- Tipo de mucrón de las hojas: a) sin mucrón [0], b) mucronulado [1], c) mucronado [2].
- 20.- Tipo de ápice de la lámina foliar: a) inerme [0], b) pungente [1].
- 21.- Coloración de la hoja: a) oscura [0], b) verde-amarillenta [1].
- 22.- Cantidad de venas foliares: a) 1 vena central [0], b) 3 venas principales [1], c) 5-7 venas principales [2].
- 23.- Notoriedad de las venas foliares: a) no prominente [0], b) prominente [1], c) prominente sólo la central [2].
- 24.- Pubescencia de la hoja: a) glabra [0], b) pubérula [1], c) tomentosa [2].
- 25.- Proyecciones epidérmicas: a) ausentes [0], b) presentes [1].
- 26.- Tipo de inflorescencia: a) glomeruliforme [0], b) umbeliforme [1], c) racemiforme [2], d) corimbiforme [3].
- 27.- Cantidad de flores: a) pluriflora, con más de 7 flores [0], b) pauciflora, con hasta 2-4 flores [1].
- 28.- Forma de las brácteas: a) ovadas [0], b) ovado-lanceoladas [1].
- 29.- Concrecencia de las brácteas: a) bráctea única [0], b) brácteas libres entre sí [1], brácteas soldadas [2].
- 30.- Ápice de las brácteas: a) apiculado [0], b) no apiculado [1].
- 31.- Tipo de mucrón en las brácteas: a) sin mucrón [0], b) mucronulado [1], c) aristado [2].
- 32.- Pubescencia de las brácteas: a) glabra [0], b) pubérula [1], c) visiblemente pubescente [2].
- 33.- Quilla en los lóbulos del perianto: a) flor aperiantada [0], b) con quilla [1], c) sin quilla [2].
- 34.- Presencia de tricomas en la garganta de la corola: a) sin tricomas [0], b) con tricomas [1].
- 35.- Tipo de estambres en relación a la corola: a) no epipétalos (libres, alternipétalos) [0], b) epipétalos [1].
- 36.- Sexualidad de la flor: a) unisexuales [0], b) hermafroditas [1].
- 37.- Número de estambres: a) dos estambres [0], b) cinco estambres [1].

Agradecimientos

Quiero comenzar agradeciendo de manera especial a la Dra. Liliana Katinas, directora de esta tesis, por impulsarme a desarrollar este trabajo y por los espacios de discusión y de análisis de cada una de las encrucijadas que se presentaron a lo largo de estos años, por su constancia, por su predisposición y por el cuidado e interés en la lectura de los originales y de cada una de las versiones, así como por sus recomendaciones y críticas tan pertinentes que indudablemente contribuyeron a mejorar considerablemente la calidad de este documento. También me es importante extender este agradecimiento a la Lic. Laura Iharlegui y a Marisa Prada por la gestión de los materiales de herbario revisados en este trabajo, a la Dra. Mariana Grossi por su predisposición para la discusión informal de algunos temas especialmente relacionados con los análisis multivariados y filogenéticos, a la Dra. Jessica Viera y la Lic. Nathalie Horlent por facilitarme mapas y capas digitales que fueron utilizadas para la confección de los mapas de distribución, a la Dra. Julia Díaz por su paciencia y predisposición para realizar las excelentes ilustraciones de cada una de las especies, al Dr. Daniel Giuliano por la revisión de algunas de las decisiones nomenclaturales que se toman en este documento, al Dr. Gonzalo Márquez por la revisión de los párrafos dedicados al estudio del polen, la Dra. Ma. de las Mercedes Ciciarelli con quien mantuve muy fructíferas conversaciones sobre los patrones anatómicos, a la Dra. Gisela Lamas por la revisión del marco teórico y por sus muy oportunas sugerencias al respecto, y a la Dra. Carolina Acosta Hospitaleche y el Dr. Javier Gelfo por sus comentarios en relación a la historia paleontológica de la patagonia que fueron sumamente esclarecedores en relación a la interpretación de algunos eventos discutidos en el capítulo destinado a la biogeografía histórica. Asimismo quiero agradecer a los investigadores y personal de cada una de las instituciones que visité en el país y en el extranjero para consultar las colecciones de herbario y que me demostraron durante esas estadías gran predisposición. No puedo dejar de aprovechar esta oportunidad para agradecer muy especialmente al Dr. Jorge Crisci por todo el apoyo que me ha brindado a lo largo de mi carrera profesional, por su invitación -allá en el tiempo- a venir a la Argentina y el lugar que me hizo en el herbario de la División de Plantas Vasculares del Museo de La Plata en ese entonces a su cargo y por haber sido un referente

para mi en todo momento de honestidad y vanguardismo en la ciencia argentina. Tampoco puedo evitar reconocer con mucha gratitud el apoyo de mis compañeros y amigos del herbario del Museo de La Plata y de las cátedras en las que me desempeñé como docente, así como el acompañamiento y el interés en mi trabajo por parte de muchos de mis colegas de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo de la UNLP. Quiero dedicar especialmente estas líneas a mis padres, Dalia y León, quienes permanentemente me han apoyado a la distancia, se han interesado por mi trabajo y me han alentado especialmente en la última etapa de redacción. También tengo que dedicar un GRACIAS gigante a todos mis amigos, que incluye también a muchos de los mencionados con anterioridad, y a todos esos seres y afectos que con tan solo una mirada me sostienen y demuestran lo importante del amor incondicional y que representan una parte importante de mí. Esta tesis -a pesar de su perfectibilidad- es el resultado de un enorme esfuerzo personal que me gratifica y del que soy consciente, pero no hubiese sido posible sin el apoyo de todas/os a quienes les he dedicado una letra en estos párrafos e incluso a quienes pude haber omitido sin intención. No obstante, creo oportuno, dedicar unas palabras finales a reflexionar sobre la relevancia de la universidad pública que me ha permitido desarrollar esta tesis sin costo alguno y que en cierta medida representan un proyecto político de país más igualitario con el que comulgo como si hubiese nacido en él. Mirar atrás, y poder contextualizar ese esfuerzo me hace pensar y sostener que, sin lugar a dudas,

No fue magia...